



La dynamique des coordinations inter-segmentaires, résultat d'une coalition des contraintes neuromusculaires et spatiales

Robin Salesse

► To cite this version:

Robin Salesse. La dynamique des coordinations inter-segmentaires, résultat d'une coalition des contraintes neuromusculaires et spatiales. Sciences de l'Homme et Société. Université de la Méditerranée - Aix-Marseille II, 2006. Français. NNT : . tel-00126502

HAL Id: tel-00126502

<https://theses.hal.science/tel-00126502>

Submitted on 25 Jan 2007

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE LA MEDITERRANEE
FACULTE DES SCIENCES DU SPORT

THÈSE

Pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LA MÉDITERRANÉE
SPÉCIALITÉ : **SCIENCES DU MOUVEMENT HUMAIN**

Présentée par :
Robin SALESSE

LA DYNAMIQUE DES COORDINATIONS
INTER-SEGMENTAIRES
Résultat d'une Coalition des Contraintes
Neuromusculaires et Spatiales

Soutenue le 31 Octobre 2006 devant le Jury composé de :

J.J. TEMPRADO
B.G. BARDY
P.G. ZANONE
E. BERTON
V.K. JIRSA
D. STERNAD

P.U., Université de la Méditerranée
P.U., Université Montpellier I
P.U., Université Toulouse III
P.U., Université de la Méditerranée
D.R., CNRS
P.A., Université de l'Etat de Pennsylvanie

Directeur
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examinatrice

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DU MOUVEMENT HUMAIN

UNIVERSITE DE LA MEDITERRANEE
FACULTE DES SCIENCES DU SPORT

THÈSE

Pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LA MÉDITERRANÉE
SPÉCIALITÉ : **SCIENCES DU MOUVEMENT HUMAIN**

Présentée par :
Robin SALESSE

LA DYNAMIQUE DES COORDINATIONS
INTER-SEGMENTAIRES
Résultat d'une Coalition des Contraintes
Neuromusculaires et Spatiales

Soutenue le 31 Octobre 2006 devant le Jury composé de :

J.J. TEMPRADO
B.G. BARDY
P.G. ZANONE
E. BERTON
V.K. JIRSA
D. STERNAD

P.U., Université de la Méditerranée
P.U., Université Montpellier I
P.U., Université Toulouse III
P.U., Université de la Méditerranée
D.R., CNRS
P.A., Université de l'Etat de Pennsylvanie

Directeur
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examinatrice

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DU MOUVEMENT HUMAIN

*“ La liberté consiste à vouloir que les choses arrivent,
non comme il te plaît, mais comme elles arrivent.”*

Epictète.

Aux miens

REMERCIEMENTS

Ce travail de thèse a été réalisé dans le laboratoire « Mouvement et Perception » (UMR 6152, Université de la Méditerranée et CNRS) au sein duquel j'ai trouvé des conditions de travail optimales.

J'adresse toute ma gratitude à mon directeur de thèse, Jean-Jacques TEMPRADO pour ses compétences et sa disponibilité sans faille durant toutes ces années.

Je remercie du fond du cœur mes parents sans qui je n'aurais pas pu réaliser ce travail, mes amis proches pour leur soutien de tous les instants et tous ceux qui ont cru en moi, même dans les moments difficiles.

**LA DYNAMIQUE DES COORDINATIONS
INTER-SEGMENTAIRES
Résultat d'une Coalition des Contraintes
Neuromusculaires et Spatiales**

TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS.....	4
TABLE DES MATIERES	6
PREAMBULE	10
INTRODUCTION.....	11
1. Le problème de la coordination	12
2. Le vivant et le contexte des Sciences de la Complexité	14
3. L'application des Sciences de la Complexité aux coordinations motrices : l'approche des patrons dynamiques de coordination (APDC)	17
CHAPITRE I : CADRE THEORIQUE.....	22
1. Fondements théoriques de l'approche des patrons dynamiques de coordination.....	23
1.1. Une conceptualisation issue des Sciences de la Complexité	23
1.2. Les systèmes d'oscillateurs couplés : cas particulier des systèmes dynamiques non-linéaires	24
1.3. Le modèle HKB	30
1.3.1. Partie déterministe	31
1.3.2. Partie stochastique	32
1.3.3. Cas de deux oscillateurs dissemblables	32
1.4. Les coordinations sensori-motrices : une phénoménologie commune	34
2. Nature et rôle des contraintes dans l'émergence de la dynamique spontanée des coordinations	36
2.1. Les contraintes neuromusculaires.....	36
2.1.1. Le principe d'homologie musculaire.....	37
2.1.2. Les contraintes mécaniques appliquées aux actions musculaires	39
2.2. Les contraintes spatiales	41
3. Problématique de la thèse	46
3.1. Une dichotomie remise en question	46
3.2. La coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles	48
3.3. Effets des contraintes neuromusculaires et directionnelles sur la précision et la stabilité des coordinations	49
CHAPITRE II : CADRE METHODOLOGIQUE GENERAL.....	52
1. Analyse des contraintes dues aux facteurs neuromusculaires, directionnels et de posture	53
1.1. Rappels et démonstrations statistiques	54
1.2. Interprétation des résultats	56
1.3. Conclusion.....	60
2. Les paradigmes d'étude des coordinations inter-segmentaires	61
2.1. Le paradigme des coordinations bimanuelles	62
2.2. Le paradigme des coordinations entre le poignet et la cheville	65
2.3. Le paradigme de coordination des pendules manuels.....	66
2.4. Le paradigme d'incongruence	68
3. Les systèmes d'acquisition du signal et de réalité virtuelle.....	69
3.1. Le système d'acquisition en temps réel (Keithley-Docometre).....	69
3.2. Le dispositif expérimental de réalité virtuelle Keithley & I.C.E.....	69
4. Variables indépendantes et procédures.....	69
4.1. Variables indépendantes	69
4.1.1. Direction relative des mouvements	70
4.1.2. Activation musculaire.....	70
4.1.3. Fréquence	71
4.1.4. Autres variables.....	72
4.2. Procédure.....	72
4.3. Consignes	73
5. Variables dépendantes	73
5.1. Fréquence effective	73
5.2. Indices de stabilité de la coordination.....	73
5.2.1. Calculs de phase relative	73

TABLE DES MATIERES

5.2.2. Détail du calcul de la phase relative.....	75
5.2.2.1. Méthode de l'estimation par point (phase relative discrète).....	75
5.2.2.2. Méthode de l'arc tangent (phase relative continue).....	75
5.2.2.3. Méthode de la transformée de Hilbert (phase relative continue).....	76
5.2.3. Nombre de transitions de phase et variabilité de la phase relative.....	76
5.2.4. Temps avant transition.....	77
5.3. <i>Indice de précision de la coordination</i>	78
6. Traitements statistiques.....	78
CHAPITRE III : NATURE ET RÔLE DES CONTRAINTES.....	79
1. La coalition des contraintes.....	80
1.1. <i>Expérience contrôle</i>	81
1.1.1. Méthode.....	81
1.1.1.1. Participants.....	81
1.1.1.2. Dispositif expérimental.....	81
1.1.1.3. Procédure.....	82
1.1.1.4. Analyse des données.....	84
1.1.2. Résultats.....	84
1.1.2.1. Fréquence effective.....	84
1.1.2.2. Pourcentage de transitions de phase.....	86
1.1.2.3. Temps avant la transition.....	86
1.1.2.4. Stabilité de la phase relative.....	87
1.1.2.5. Erreur absolue de la phase relative.....	88
1.1.3. Discussion.....	88
1.2. <i>Interaction des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville (Salesse, Temprado et Swinnen, 2005)</i>	91
1.2.1. Méthode.....	92
1.2.1.1. Participants.....	92
1.2.1.2. Dispositif expérimental.....	92
1.2.1.3. Procédure.....	92
1.2.1.4. Analyse des données.....	93
1.2.2. Résultats.....	93
1.2.2.1. Fréquence d'oscillations.....	93
1.2.2.2. Nombre de transitions de phase.....	93
1.2.2.3. Variabilité de la phase relative.....	94
1.2.2.4. Erreur absolue de la phase relative.....	95
1.2.3. Discussion.....	96
1.2.4. Conclusion.....	98
1.3. <i>Interaction des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans la dynamique des coordinations bimanuelles (Salesse, Oullier et Temprado, 2005)</i>	100
1.3.1. Méthode.....	100
1.3.1.1. Participants.....	100
1.3.1.2. Dispositif expérimental.....	101
1.3.1.3. Procédure.....	101
1.3.1.4. Analyse des données.....	102
1.3.2. Résultats.....	104
1.3.2.1. Fréquence effective du mouvement.....	104
1.3.2.2. Pourcentage de transitions de phase.....	104
1.3.2.3. Temps avant transition.....	105
1.3.2.4. Déviation standard de la phase relative.....	106
1.3.2.5. Erreur absolue de la phase relative.....	107
1.3.3. Discussion.....	108
1.3.4. Conclusion.....	111
2. Rôle du plan de mouvement comme médiateur de la coalition des contraintes directionnelles et neuromusculaires dans les coordinations bimanuelles.....	113
2.1. <i>Méthode</i>	115
2.1.1. Participants.....	115
2.1.2. Dispositif expérimental.....	115
2.1.3. Procédure.....	115
2.1.4. Variables dépendantes.....	117
2.1.5. Analyse des données.....	118
2.2. <i>Résultats</i>	119
2.2.1. Fréquence effective.....	119
2.2.2. Hypothèse 1 : plan transversal.....	119
2.2.2.1. Pourcentage de transitions de phase.....	119
2.2.2.2. Temps avant transition.....	120

TABLE DES MATIERES

2.2.2.3.	Variabilité de la phase relative	121
2.2.2.4.	Erreur absolue de la phase relative	122
2.2.3.	Hypothèse 2 : plan sagittal	122
2.2.3.1.	Pourcentage de transitions de phases	123
2.2.3.2.	Temps avant transition	124
2.2.3.3.	Variabilité de la phase relative	124
2.2.3.4.	Erreur absolue de la phase relative	126
2.2.4.	Hypothèse 3 : plan complet	126
2.2.4.1.	Pourcentage de transitions de phase	127
2.2.4.1.1.	Route similaire	127
2.2.4.1.2.	Route dissimilaire	129
2.2.4.2.	Temps avant transition	130
2.2.4.2.1.	Route similaire	131
2.2.4.2.2.	Route dissimilaire	132
2.2.4.3.	Variabilité de la phase relative	134
2.2.4.3.1.	Route similaire	135
2.2.4.3.2.	Route dissimilaire	135
2.2.4.4.	Erreur absolue de la phase relative	136
2.2.4.4.1.	Route similaire	137
2.2.4.4.2.	Route dissimilaire	138
2.3.	<i>Discussion</i>	140
2.3.1.	Rôle des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans le plan de mouvement transversal	142
2.3.2.	Coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans le plan de mouvement sagittal	143
2.3.3.	Coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles au cours de la modification des positions : route similaire	144
2.3.4.	Coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles au cours de la modification des positions : route dissimilaire	145
2.3.5.	Rôle de la symétrie : une interprétation différente	148
2.4.	<i>Conclusion</i>	148
3.	Coalition ou dissociation des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans les coordinations de pendules manuels (Temprado, Salesse et Summers, sous presse)	150
3.1.	<i>Méthode</i>	151
3.1.1.	Participants	151
3.1.2.	Dispositif expérimental	151
3.1.3.	Procédure	151
3.1.4.	Analyse des données	153
3.2.	<i>Résultats</i>	153
3.2.1.	Variabilité de la phase relative	153
3.2.2.	Erreur absolue de la phase relative	154
3.3.	<i>Discussion</i>	156
3.3.1.	Effets du couplage neuromusculaire sur la stabilité des patrons en fonction de la posture des avant-bras ...	157
3.3.2.	Effets des contraintes neuromusculaires et directionnelles sur la variabilité et l'erreur absolue de la phase relative	158
CHAPITRE IV : LES DÉTERMINANTS VISUELS DE LA CONTRAINTE SPATIALE CADRE		
THEORIQUE		163
1.	Isodirectionnalité et perception visuelle : le principe de groupement perceptif	164
2.	Transformations visuo-motrices et paradigme de coordinations bimanuelles	166
3.	Problématique	168
CHAPITRE V : DÉTERMINANTS DE LA CONTRAINTE SPATIALE		169
1.	Rôle de la perception visuelle sur la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville (Salesse, Temprado et Swinnen, 2005)	170
1.1.	<i>Méthode</i>	171
1.2.	<i>Résultats</i>	171
1.2.1.	Fréquence d'oscillation	171
1.2.2.	Nombre de transitions de phase	171
1.2.2.1.	Effets du couplage neuromusculaire	172
1.2.2.2.	Effets de la vision	172
1.2.3.	Variabilité de la phase relative	173
1.2.3.1.	Effets du couplage neuromusculaire	173
1.2.3.2.	Effets de la vision	173
1.2.4.	Erreur absolue de la phase relative	174
1.2.4.1.	Effets du couplage neuromusculaire	175
1.2.4.2.	Effets de la vision	175

TABLE DES MATIERES

1.3.	<i>Discussion</i>	176
1.3.1.	Rôle de l'information visuelle et contrôle des coordinations entre le poignet et la cheville	177
1.3.2.	Effets des contraintes neuromusculaires, spatiales et visuelles sur la précision de patrons de coordination.	178
2.	Effets des transformations visuo-motrices sur les coordinations entre le poignet et la cheville : évidence en faveur de l'hypothèse de l'incongruence (Salesse et Temprado, 2005).....	180
2.1.	<i>But et hypothèses de l'étude</i>	181
2.2.	<i>Méthode</i>	182
2.2.1.	Participants	182
2.2.2.	Dispositif expérimental	182
2.2.3.	Tâche et procédure	183
2.2.4.	Analyse des données	185
2.3.	<i>Résultats</i>	185
2.3.1.	Fréquence d'oscillation	185
2.3.2.	Transitions de phase	185
2.3.3.	Variabilité de la phase relative	187
2.3.4.	Erreur absolue de la phase relative.....	189
2.4.	<i>Discussion</i>	189
CHAPITRE VI : CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....		193
1.	La coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles en fonction du plan de mouvement..	194
2.	Rôle de la vision sur le principe d'isodirectionnalité et sur la coalition des contraintes perceptives visuelles et neuromusculaires.....	196
3.	Perspectives.....	197
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....		199
TABLE DES ILLUSTRATIONS.....		210
1.	Figures.....	211
2.	Tableaux.....	215

PREAMBULE

Ce travail de thèse a donné lieu à la publication de six articles dans des revues internationales. D'autres sont soumis ou en préparation. Le document présenté ici est rédigé à partir de l'ensemble de ces manuscrits. Cependant, il ne se limite pas à une simple compilation d'articles. Les résultats de certains travaux sont parfois présentés au cours de différents chapitres de la thèse. D'autres articles ne sont pas présentés dans le document (e.g., DeRugy et al., 2006).

1. Temprado JJ. et **Salesse R.** (2004). Interlimb coordination: Real constraints and false dichotomies. *Journal of Motor Behavior*, 36, 398-400.
2. **Salesse R.**, Oullier O. et Temprado JJ. (2005). Planes of motion mediate the coalition of constraints in rhythmic bimanual coordination. *Journal of Motor Behavior*, 37(6), 454-464.
3. **Salesse R.** et Temprado JJ. (2005). The effect of visuo-motor transformations on hand-foot coordination: Evidence in favor of the incongruency hypothesis, *Acta Psychologica*, 119, 143-157.
4. **Salesse R.**, Temprado JJ. et Swinnen S.P. (2005). Interaction of neuromuscular, spatial and visual constraints on hand-foot coordination dynamics. *Human Movement Science*, 24, 66-80.
5. Temprado JJ., **Salesse R.**, et Summers J (sous presse, à paraître Janvier 2007). Neuromuscular and spatial constraints on bimanual handheld pendulum oscillations: Dissociation or combination? *Human Movement Science*.
6. Temprado JJ., Swinnen S.P., Coutton-Jean C. et **Salesse R.** (sous presse). Symmetry constraints mediate learning and transfer of bimanual coordination patterns across planes of motion. *Experimental Brain Research*.
7. De Rugy A., **Salesse R.**, Oullier O. et Temprado JJ. (2006). A neuro-mechanical model for interpersonal coordination. *Biological Cybernetics*, 94(6), 427-443.

INTRODUCTION

1. Le problème de la coordination

La plupart de nos activités domestiques ou sportives quotidiennes nécessitent la coordination entre plusieurs membres ou plusieurs articulations. Les mécanismes responsables de ces coordinations ont été étudiés depuis de nombreuses années par les spécialistes des neurosciences et des sciences comportementales. L'étude de ces mécanismes est également au centre de nombreux travaux réalisés en Sciences du Mouvement Humain. Au cours du dix-neuvième siècle, Etienne Jules Marey (un pionnier dans ce domaine) a mis au point une série de dispositifs chronophotographiques dédiés à l'analyse du mouvement en général et du mouvement coordonné en particulier (Figure 1). Il a notamment décrit avec une grande précision la locomotion humaine et animale en décomposant les différentes phases du mouvement (Frizot, 2001).

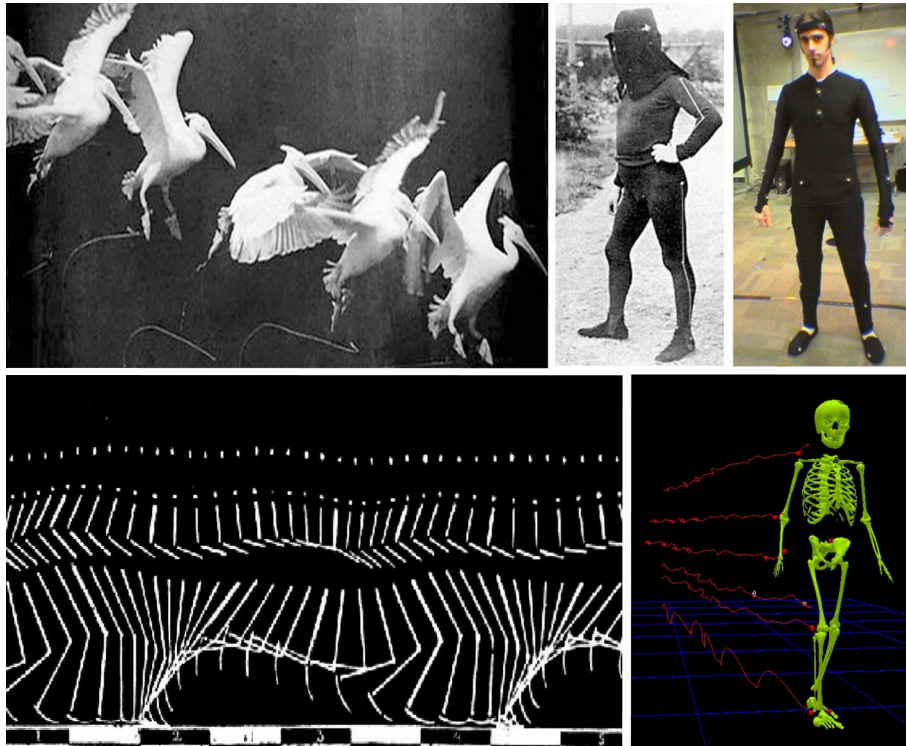


Figure 1 : Chronophotographie d'E.J. Marey chez l'animal (en haut à gauche) et chez l'homme (en bas à gauche). Parallèle entre la tenue utilisée par E.J. Marey et celle utilisée actuellement avec un système d'analyse du mouvement humain en temps réel illustrant l'avant-garde des travaux de Marey en ce qui concerne l'observation du mouvement humain (en haut à droite). Parallèle entre la trace cinématique obtenue par Marey (en bas à gauche) et celle obtenue à l'aide du système Vicon (en bas à droite).

Depuis les travaux de Marey et particulièrement au cours des vingt dernières années, des progrès significatifs ont été réalisés dans le domaine technologique (Réalité Virtuelle, 3D-Motion), permettant notamment d'améliorer la précision spatiale et temporelle de la mesure. Parallèlement, l'apport des théories de l'information et de la biocybernétique (Adams,

1987, 1990 ; Keele, 1968 ; Schmidt, 1975 ; Schmidt et Lee, 1998 ; Welford, 1968) puis plus récemment, de l'analyse des systèmes dynamiques non-linéaires (Haken, 1977, 1983 ; Kelso, 1995) a facilité l'étude et la compréhension du comportement coordonné dans les Sciences du Mouvement Humain.

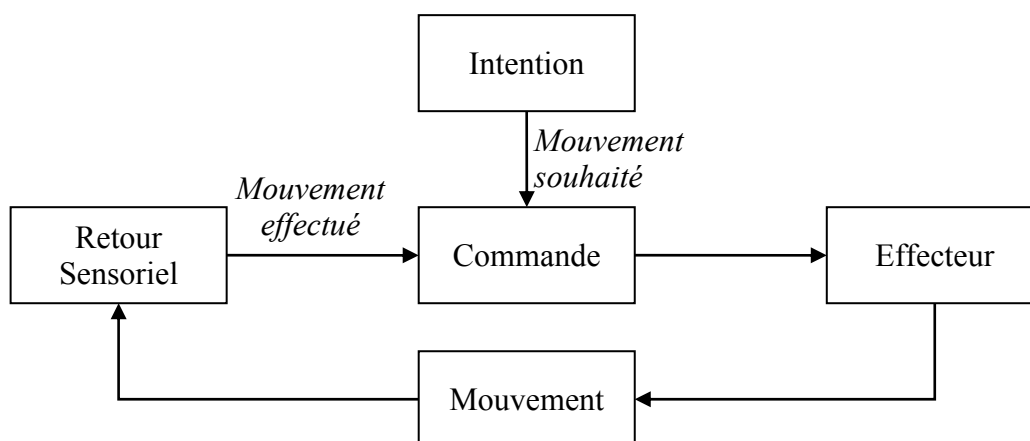


Figure 2 : Schéma Intention-Commande-Mouvement ou de « Contrôle en boucle fermée ». Dans ce cas, le retour sensoriel produit par la réalisation du mouvement sert à élaborer la nouvelle commande motrice. (*Adapté d'après Danion et Marin, 2005, p. 123*)

Une des questions centrales à laquelle s'efforcent de répondre les travaux réalisés dans ce domaine est celle de savoir comment l'homme parvient à coordonner de manière stable et précise ses différents membres, articulations ou muscles afin de produire des mouvements (complexes) finalisés. En ce sens, l'étude des coordinations s'intéresse aux processus qui permettent au système nerveux central (SNC) d'établir des relations spatio-temporelles stables entre les différents composants du *système d'action*¹ spécifique à la tâche à réaliser. Or, le corps humain est composé d'une centaine d'articulations, plusieurs centaines de muscles et de quelques milliards de neurones. Le SNC doit donc réduire le nombre initial de degrés de liberté pour réaliser des assemblages fonctionnels entre ces nombreux composants a priori indépendants afin de produire un mouvement coordonné (Bernstein, 1967). Sur le plan comportemental, Bernstein (1967) a avancé l'idée que le problème majeur que le SNC devait résoudre était de « sélectionner » les degrés de liberté articulaires fonctionnels pour réaliser la tâche. Jusqu'au début des années quatre-vingt, l'explication dominante des processus impliqués dans la sélection des degrés de liberté était que la performance et l'habileté motrice résultaient de l'élaboration de commandes prescriptives (i.e. programmation) envoyées par le cerveau à

¹ Le système d'action est un sous-ensemble de l'ensemble des degrés de liberté (nerveux, musculaires, articulaires, squelettiques et neuronaux) mobilisés pour réaliser une tâche particulière. A chaque tâche correspond donc un système d'action spécifique.

l'ensemble du système effecteur. Cette métaphore computationnelle a conduit les neurosciences cognitives à considérer le mouvement volontaire comme le dernier maillon hiérarchique du schéma « intention-commande-mouvement » (Paillard, 1985 ; Schmidt, 1975 ; Schmidt et Lee, 2005) (Figure 2).

Au début des années quatre-vingt, l'apparition de l'approche des patrons dynamiques de coordination (APDC) a provoqué une rupture épistémologique, théorique et méthodologique dans la manière de concevoir et d'étudier le comportement moteur (Kelso, 1995 ; Kugler, Kelso et Turvey, 1980, 1982 ; Temprado et Montagne, 2001). Cette approche s'inscrit dans le courant porté par les Sciences de la Complexité, qui regroupent un ensemble de sciences (synergétique, structures dissipatives, homocinétique,...) qui ont en commun de s'intéresser à l'émergence de phénomènes dynamiques dans les systèmes complexes, quels qu'ils soient (économique, biologique, physique, chimique, etc.). L'APDC repose sur l'hypothèse d'une homologie entre le système neuro-musculo-squelettique (SNMS) et les systèmes dynamiques non-linéaires complexes, auto-organisés et ouverts, c'est-à-dire échangeant de la matière, de l'énergie et de l'information avec leur environnement (Haken, 1983 ; Kugler, Kelso et Turvey, 1980, 1982).

2. Le vivant et le contexte des Sciences de la Complexité

Les systèmes complexes, composés d'un grand nombre d'éléments a priori indépendants mais qui interagissent entre eux, présentent la particularité de faire émerger spontanément des formes collectives plus ou moins stables (ou « patrons ») lorsqu'ils sont éloignés de leur état d'équilibre sous l'effet d'une augmentation du régime de contraintes. La formation de ces patrons traduit la réduction dimensionnelle du système (i.e. du nombre initial de degrés de liberté). Une des plus célèbres illustrations de la formation de patrons observée dans les systèmes complexes est celle présentée par Bénard (1900) pour les phénomènes de convection. Il a mis en évidence une phénoménologie caractéristique de ces systèmes en élevant uniformément la température d'une faible couche de liquide par le bas. Ceci a pour effet d'augmenter l'énergie contenue dans le système et de modifier son organisation afin de pouvoir dissiper cette énergie. Cette dissipation s'effectue essentiellement par le haut (en raison de la gravité). Le phénomène remarquable lorsque ces conditions expérimentales sont réunies² est que le liquide adopte spontanément différentes formes collectives (organisations) afin de dissiper l'énergie qu'il contient, mais également que ces types de formes ainsi que le moment de leur apparition (en fonction de l'élévation de la température) sont prédictibles. En effet,

² Alors même qu'aucun « plan » ou « intelligence » n'est stockée dans le système.

lorsque la température du liquide augmente, on observe l'apparition spontanée de rouleaux de convection (ou convections de Bénard). En fonction des conditions de chauffage et de la viscosité du liquide, plusieurs formes d'organisations collectives du liquide sont visibles simultanément (en rouleaux, en ronds, en spirales, en hexagones, en pentagones, en rectangles ou de manière chaotique) (Figure 3). Les modifications de la contrainte thermique sont responsables de la persistance, de la déstabilisation, puis de la disparition de ces états collectifs.

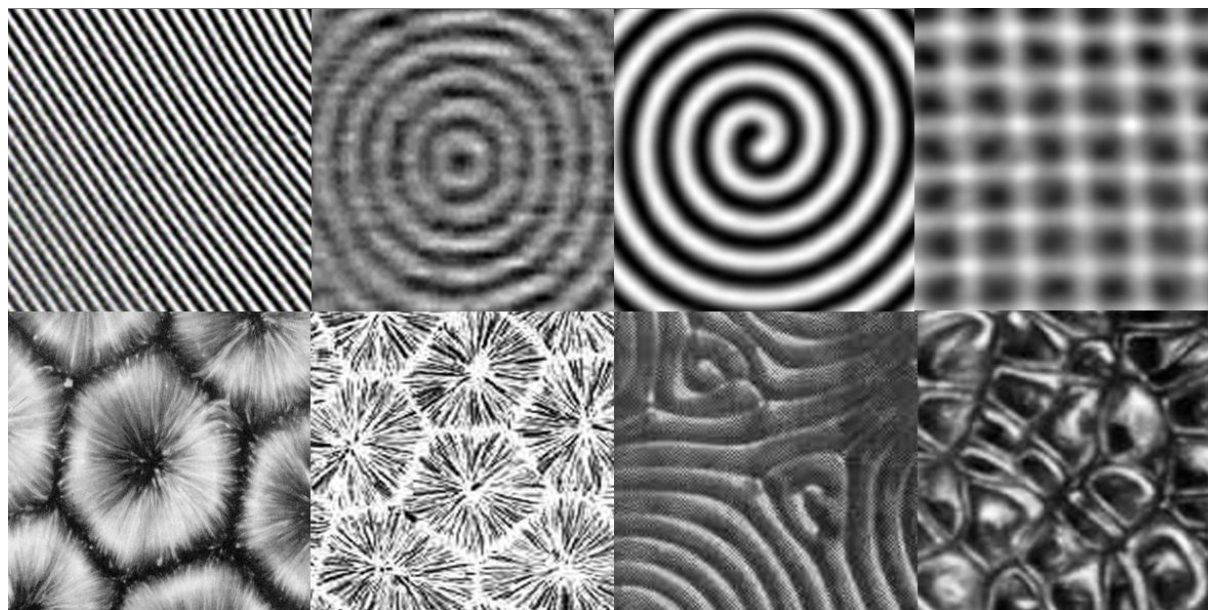


Figure 3 : Illustration des différentes formes collectives observées lors des expériences sur les convections de Bénard.

L'émergence de formes spatio-temporelles organisées (des « patrons ») a également été observée dans les systèmes biologiques et notamment chez les insectes sociaux. Par exemple, la synchronisation des flashes produits par l'abdomen des lucioles mâles (Lloyd, 1971, 1979, 1981) ou celle du chant des criquets (Walker, 1969), la construction des termitières dont la taille, la forme et la structure dépendent du nombre d'individus de la colonie (Connor, 1933), la formation du vol des oies canadiennes en chevron (Lissaman et Shollenberger, 1970 ; Gould et Heppner, 1974 ; May, 1979), ou encore les mouvements de fuite des bancs de poissons à l'approche d'un prédateur (Partridge, 1982) en sont autant d'illustrations (Figure 4). L'émergence de ces états collectifs résulte des interactions entre les différents composants de ces systèmes. En d'autres termes, ces états sont caractérisés par une organisation temporaire mais stable entre les différents composants à partir de l'information échangée au cours des interactions (molécules, insectes, animaux, etc.). La dépendance mutuelle entre les composants qui résulte de ces interactions est appelée « couplage ». A partir des années

quatre-vingts, les chercheurs en Sciences du Mouvement Humain ont trouvé de nombreuses lignes de convergence théorique entre la phénoménologie caractéristique décrite dans les systèmes (thermo)dynamiques (structures dissipatives, synergetique) et le problème de la gestion des degrés de liberté dans les systèmes biologiques (Kugler, Kelso et Turvey, 1982). Ces lignes de convergence ont donné naissance aux approches dites « émergentes » (Kugler et Turvey, 1987 ; Haken, 1977) dans lesquelles s'inscrit l'approche des patrons dynamiques de coordination (Kelso, 1981, 1984).

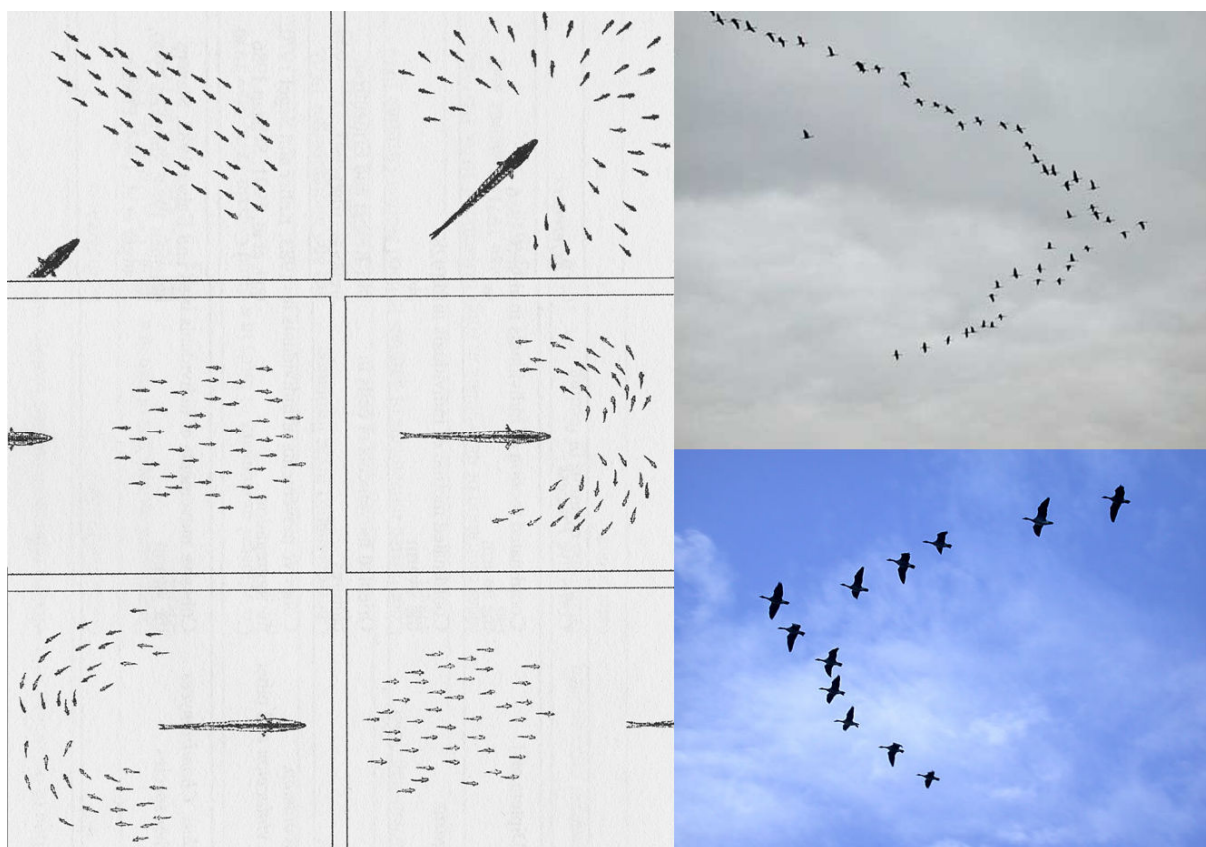


Figure 4 : Exemples de systèmes complexes auto-organisés extraits du monde animal. A gauche, les mouvements de fuite d'un banc de poissons en fonction de l'angle d'approche du prédateur : si le prédateur attaque de côté, le banc de poissons réalise spontanément une explosion expansive alors que si le prédateur attaque de derrière, le banc de poissons effectue une convection analogue à celle observée par Bénard (1900). A droite, deux exemples de vol en chevron des oiseaux migrateurs (Camazine, Deneubourg, Franks, Sneyd, Theraulaz et Bonabeau, 2003).

La mise en évidence des propriétés de synchronisation caractérisant les systèmes d'oscillateurs couplés, assimilables à des systèmes complexes éloignés de leur état d'équilibre, a induit de nouvelles voies d'investigation conceptuelles, théoriques et méthodologiques pour comprendre les mécanismes responsables de la production de mouvements coordonnés dans le système complexe qu'est le corps humain.

3. L'application des Sciences de la Complexité aux coordinations motrices : l'approche des patrons dynamiques de coordination (APDC)

L'approche des patrons dynamiques de coordination a été introduite dans les Sciences du Mouvement Humain par J.A. Scott Kelso (1981, 1984, voir Kelso, 1995 pour un historique) dans les années quatre-vingts. Inspirée à la fois par les écrits de Bernstein (1967) sur la « maîtrise (non prescriptive) des degrés de liberté » et par les concepts de la synergetique (Haken, 1977), cette approche se donne pour but de décrire et d'expliquer l'apparition spontanée des modes de coordination, de leur maintien et de leur déstabilisation en fonction des contraintes auxquelles ils sont soumis. Bernstein a proposé l'idée selon laquelle la production d'un mouvement coordonné résulterait d'un processus de sélection des degrés de liberté du système d'action. En effet, en limitant le nombre de degrés de liberté à contrôler pour la production d'un mouvement, le problème à résoudre par le système nerveux central devient potentiellement plus simple. Selon les tenants de cette approche, le processus de sélection des degrés de liberté repose sur l'exploitation par le SNC des contraintes spécifiques, de l'auto-organisation et du couplage entre les différents éléments du système à tous les niveaux d'organisation. Les travaux de Kelso (1981, 1984) sur les coordinations bimanuelles ont constitué la première mise en évidence expérimentale de la présence d'une dynamique spontanée assimilable aux dynamiques observées dans d'autres systèmes non-linéaires auto-organisés. Ils ont permis de donner du crédit à cette nouvelle approche. Cette alternative conceptuelle et théorique de l'approche biocybernétique, qui explique le mouvement coordonné en recourant à la notion de programmes moteurs (Schmidt, 1975), a donné naissance à toute une génération de travaux s'appuyant sur la théorie des oscillateurs couplés et de la synergetique (Haken, 1977, 1983) (Figure 5). Au cours des dix premières années qui ont suivis les travaux pionniers de Kelso (c'est-à-dire jusqu'aux années quatre-vingt dix), l'ensemble des études réalisées dans le cadre de cette approche a eu pour but principal de convaincre la communauté scientifique de l'existence de phénomènes dynamiques (états préférentiels stables, pertes de stabilité, transitions de phase) et de la plausibilité des mécanismes de couplage et d'auto-organisation comme alternative théorique aux présupposés de l'approche classique du comportement moteur (Haken, Kelso et Bunz, 1985 ; Kelso, 1981, 1984 ; Kelso, Scholz et Schöner, 1986 ; Kugler et Turvey, 1987 ; Schöner et Kelso, 1988). A partir des années quatre-vingt dix, de nombreux travaux ont été réalisés dans le but de dépasser la simple observation des phénomènes dynamiques spontanés pour ouvrir l'approche à l'étude du rôle de la cognition (Lee, Blandin et Proteau, 1996 ; Scholz et Kelso, 1990 ; Temprado, Zanone, Monno et Laurent, 1999 ; Zanone et Kelso, 1992, 1997), au rôle de l'information (Fink, Foo et Jirsa, 2000, Kelso, 1994 ;

Kelso, Fink, Delaplain et Carson, 2001 ; Zaal, Bingham et Schmidt, 2000), et plus récemment, à l'étude des différentes contraintes influençant la stabilisation, la déstabilisation et les transitions de phase des patrons préférentiels de coordination (pour des revues, Kelso, 1995 ; Swinnen, 2002 ; Swinnen et Wenderoth, 2004). Actuellement, la plupart des recherches réalisées dans le cadre de l'approche des patrons dynamiques de coordination tente de différencier les processus responsables de la stabilité, de la perte de stabilité et des transitions de phase dans les coordinations multi-segmentaires, notamment par la mise en évidence et par l'étude du rôle des contraintes neuromusculaires, directionnelles et perceptives influençant la dynamique de ces coordinations (pour des revues Carson et Kelso, 2004 ; Swinnen, 2002 ; Swinnen et Wenderoth, 2004). C'est dans le cadre de l'approche des patrons dynamiques de coordination et plus particulièrement dans cette dernière génération d'études que s'inscrit ce travail de thèse.

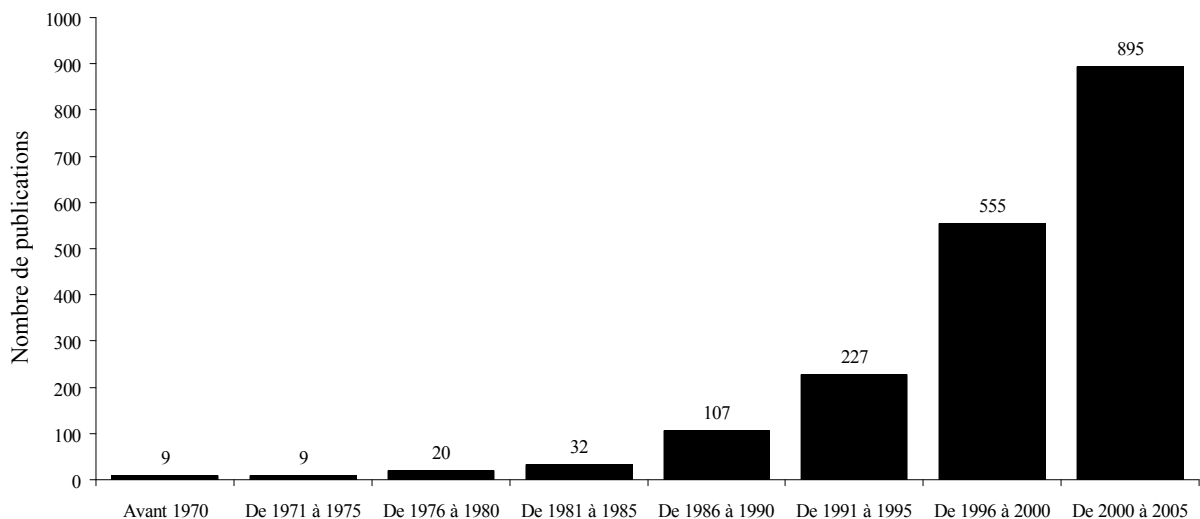


Figure 5 : Cette figure illustre la croissance exponentielle des publications utilisant le cadre de l'approche des théories émergentistes, tous champs disciplinaires confondus (nombre d'occurrences du mot « self-organisation » ; *Source : Science Direct Database*).

Dans cette perspective, les principes de couplage, d'auto-organisation et d'émergence sous l'effet des contraintes sont des notions centrales pour comprendre l'apparition, la persistance et la disparition des « patrons » ou des états du système neuro-musculo-squelettique. En effet, cette approche propose de considérer les coordinations inter-segmentaires comme le résultat d'un assemblage temporaire (en coopération ou en compétition) des différents sous-systèmes (de coordination) en fonction du contexte. Ce dernier se définit par les contraintes spécifiques de la tâche. L'assemblage entre les sous-systèmes repose sur les phénomènes de couplage et l'apparition des patrons sur ceux d'auto-organisation. C'est dans ce cadre théori-

que qu'est interprétée l'existence de modes de coordination préférentiels stables (attracteurs) et les changements spontanés de modes de coordination en fonction des contraintes comme la vitesse de déplacement chez l'homme et l'animal (transitions) (Figure 6) (Collins et Stewart, 1993; Hoyt et Taylor, 1981 ; Kelso, 1981, 1984 , 1995; Schöner, Jiang et Kelso, 1990 ; Turvey, Schmidt, Roseblum et Kugler, 1988).

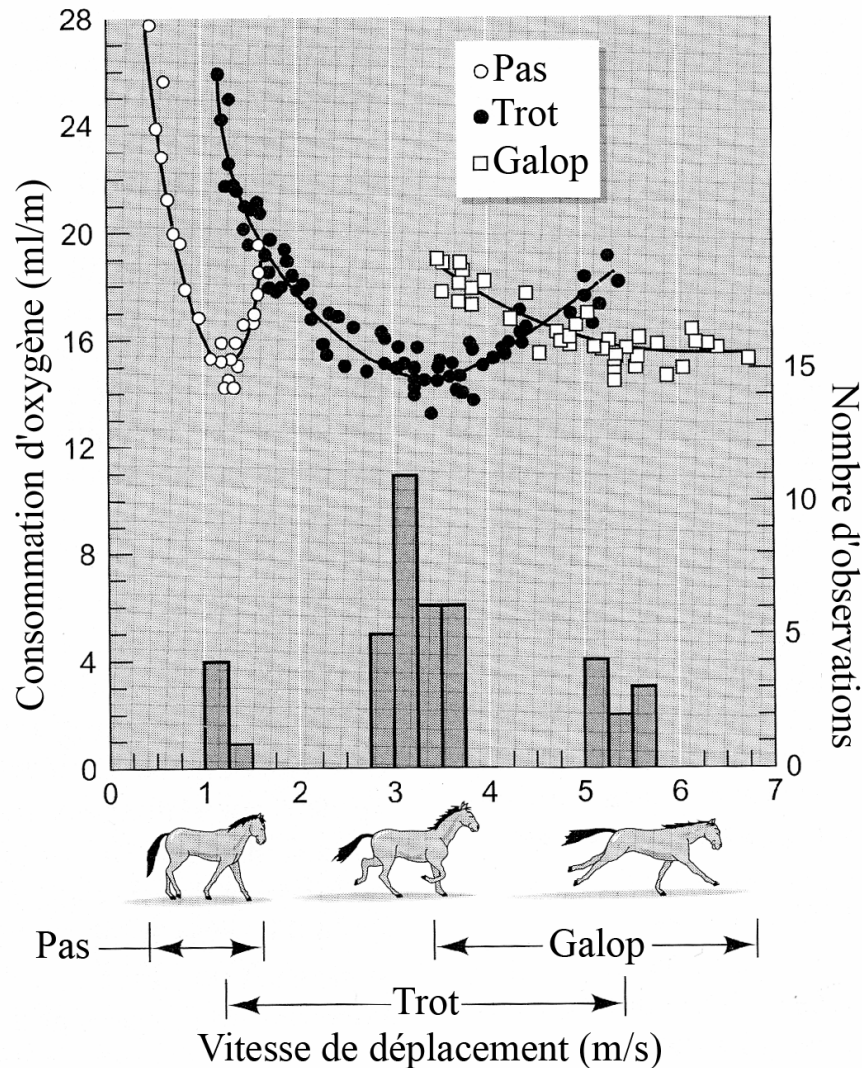


Figure 6 : Consommation d'oxygène dans les trois allures chez le cheval (pas, trot et galop). L'histogramme représente les vitesses spontanément adoptées par le cheval pour chaque allure. (D'après Hoyt et Taylor, 1981, dans Schmidt et Lee, 2005)

Par exemple, chez l'animal, les travaux de Hoyt et Taylor (1981) ont mis en évidence l'existence d'une dynamique non-linéaire des dépenses énergétiques en étudiant les niveaux de consommation d'oxygène (métabolisme énergétique) en fonction de la vitesse de locomotion pour chacune des trois allures (pas, trot et galop) chez le cheval. Ces travaux montrent que les vitesses spontanément adoptées par les chevaux correspondent aux minima énergi-

ques de l'allure associée. En effet, l'augmentation ou la diminution de la vitesse de déplacement par rapport à la vitesse spontanée adoptée pour chaque allure s'accompagne d'une augmentation systématique du coût énergétique (Figure 6). Ces travaux montrent qu'il existe un coût énergétique associé au maintien de la stabilité du patron de coordination indépendant du coût énergétique associé à la mise en mouvement des différents membres impliqués dans la production du mouvement. Cette dissociation des coûts liés au maintien de la stabilité de ceux liés à la biomécanique rend compte de « l'énergie de coordination » nécessaire pour maintenir le couplage entre les différents membres impliqués et donc les différents patrons. Nous pouvons en déduire que le passage d'un mode de locomotion à un autre résulte en partie d'un processus d'économie (ou plus exactement de dissipation) d'énergie. Dans un tel contexte, les changements de contraintes telles que la déclivité ou la nature du sol, en modifiant l'énergie nécessaire à la mise en mouvement des segments et donc le coût énergétique associé, peuvent s'accompagner de changements de mode de locomotion (ou de coordination) et vice-versa. Ainsi, les changements de mode de coordination peuvent dépendre du contexte de réalisation de la tâche (c'est-à-dire des contraintes appliquées au système).

Un problème central qui se pose alors est de comprendre comment les multiples contraintes appliquées au système contribuent à l'apparition de coordinations inter-segmentaires stables. En s'intéressant à cette question, les paradigmes expérimentaux issus de l'approche des patrons dynamiques de coordination (Haken, Kelso et Bunz, 1985 ; Kelso, 1981, 1984, 1995) ont fourni dans ce domaine de nouvelles voies d'investigation et de compréhension des processus qui associent les fonctions motrices, perceptives et cognitives (Kelso, 1995 ; Swinnen, 2002 ; Swinnen et Wenderoth, 2004). Un débat subsiste cependant quant à la nature de ces contraintes et les modalités de leurs interactions : e.g. indépendance, coopération ou compétition (pour un débat sur ce sujet, voir le numéro spécial du *Journal of Motor Behavior* de Décembre 2004, n°36). Des études récentes tendent à considérer que la stabilité des comportements moteurs résulte d'une coalition³ de ces diverses contraintes (e.g. Li, Levin, Carson et Swinnen, 2004 ; Temprado, Swinnen, Carson, Tourment et Laurent, ; Oullier, Jantzen, Steinberg et Kelso, 2005 ; voir Mechsner, Kerzel, Knoblich et Prinz, 2001 pour un point de vue différent). Dans cette perspective, les conditions précises dans lesquelles les

³ Le terme de coalition de contraintes est un terme générique dans l'approche des patrons dynamiques de coordination. « La coalition est définie comme l'entente circonstancielle et momentanée de différents éléments à la poursuite d'un intérêt commun » (adaptée du Petit Robert, 1991). Ici, le terme de coalition signifie que plusieurs contraintes (perceptives, musculaires, directionnelles, intentionnelles) agissent simultanément dans l'élaboration d'un mouvement coordonné. Ce terme doit cependant être différencié de celui d'interaction qui fait référence à l'interaction statistique. En effet, plusieurs contraintes peuvent participer simultanément à l'émergence d'un patron de coordination sans pour autant le faire en interaction.

contraintes influencent en coalition notre comportement moteur ont été peu étudiées jusqu'à présent et restent incertaines (Serrien, Bogaerts, Suy et Swinnen, 1999 ; Temprado et al., 2003). Cela suppose d'étudier non seulement la nature des contraintes qui « pèsent » sur le système dans telle ou telle autre condition, mais également le poids relatif de ces différentes contraintes en fonction du contexte de réalisation. C'est précisément le but de notre travail. Celui-ci vise à étudier le rôle des contraintes neuromusculaires, directionnelles et perceptives sur la stabilité, la perte de stabilité et les transitions de phase entre les différents patrons dans les tâches de coordinations inter-segmentaires. En d'autres termes, il s'agit d'étudier la nature des interactions entre ces contraintes et les conditions pour lesquelles ces contraintes jouent des rôles différents sur les phénomènes dynamiques observables lors de la réalisation des différents patrons.

L'organisation du document correspond à une logique thématique. Dans une première partie, nous traitons de la nature et du rôle des contraintes influençant la dynamique des coordinations inter-segmentaires. La deuxième partie concerne les déterminants perceptifs et environnementaux de la contrainte directionnelle. Chacune de ces deux parties est divisée en deux chapitres : le premier chapitre expose le rationnel théorique conduisant à la problématisation de cette thèse et le second chapitre présente les différentes expériences que nous avons réalisées afin de répondre aux différentes questions posées. Chaque chapitre aborde des questions théoriques que les différentes expériences réalisées viennent étayer. L'ensemble de la méthodologie générale commune (les paradigmes expérimentaux, les dispositifs expérimentaux, les outils et méthodes d'analyse) utilisée au cours des diverses expériences est présenté dans le chapitre II. Enfin, nous discutons l'ensemble des résultats de ce travail dans une dernière partie synthétique et proposons un certain nombre de perspectives expérimentales et conceptuelles.

CHAPITRE I : CADRE THEORIQUE

NATURE ET RÔLE DES CONTRAINTES

1. Fondements théoriques de l'approche des patrons dynamiques de coordination

1.1. Une conceptualisation issue des Sciences de la Complexité

Les sciences de la complexité ont pour objet de comprendre, modéliser et prédire le comportement des systèmes composés d'un grand nombre d'éléments en interaction. Ces systèmes ont la particularité de produire un comportement « collectif » résultant (émergeant) des interactions entre les multiples éléments qui les composent sans qu'il soit possible (ou utile) d'expliquer ce comportement collectif à partir du comportement de chacun des composants⁴. L'émergence est classiquement définie comme l'apparition spontanée d'une forme collective temporairement stable, c'est-à-dire impliquant l'assemblage d'un grand nombre d'éléments a priori indépendants, grâce aux flux d'information ou d'énergie qui traversent le système. De manière plus spécifique, l'émergence correspond à une propriété ou à un processus propre à un niveau de description donné et qui ne peut être prédit à partir du comportement individuel des composants. En d'autres termes, l'état émergent du système ne peut pas être reconstruit à partir de la somme des comportements de chacun des sous-systèmes. Il est donc difficile (si-non impossible) de comprendre le comportement global du système en isolant le comportement de ses parties, comme le préconise l'approche réductionniste classique.

Les systèmes complexes sont caractérisés par (i) l'apparition spontanée d'états collectifs (émergence), (ii) la coexistence possible de plusieurs états stables dans des régimes de contraintes identiques, (iii) la persistance, la déstabilisation et la disparition de ces états collectifs suite à la modification de ces régimes de contraintes. Selon les théories de l'approche dynamique de la motricité, les phénomènes dynamiques observés dans les coordinations motrices s'apparentent à ceux observés dans les systèmes complexes émergents (ou auto-organisés). L'approche des patrons dynamiques de coordination s'attache donc à décrire, expliquer et prédire la formation d'états stables attracteurs (les « patrons » de coordination), leur perte de stabilité et les transitions d'un état stable à un autre (Kelso, 1981, 1984). L'approche dynamique des coordinations motrices cherche à identifier les lois, les principes et les mécanismes sous-tendant l'apparition de ces phénomènes dans différents systèmes d'actions. Nos travaux s'inscrivent dans le cadre de cette approche et portent précisément sur les signatures typiques des systèmes dynamiques non-linéaires observés dans les coordinations inter-segmentaires (états stables, perte de stabilité, transitions de phase).

⁴ Cependant, une tendance actuelle en physique et aussi dans les Sciences du Mouvement Humain est d'essayer d'évaluer le rôle ou le poids des composants, sous-systèmes ou groupes de composants dans les comportements collectifs émergents (ou auto-organisés).

1.2. Les systèmes d'oscillateurs couplés : cas particulier des systèmes dynamiques non-linéaires

La synchronisation entre plusieurs oscillateurs couplés illustre la présence des phénomènes dynamiques dans les systèmes complexes émergents (Pikovsky, Roseblum et Kurths, 2001). Par exemple, la synchronisation des applaudissements sur une fréquence commune à la fin d'un spectacle résulte de la tendance spontanée des spectateurs à frapper des mains simultanément avec le signal auditif le plus fort, c'est-à-dire le plus synchrone (Neda, Ravasz, Vicsek, Brechet et Barabási, 2000). Une autre étude réalisée par McClintock (1971) auprès de 135 jeunes femmes pensionnaires d'un collège a montré une synchronisation progressive de leurs cycles menstruels après une période de vie commune (c'est-à-dire la confrontation à des contraintes communes). Dans ces deux exemples, les *éléments* du système sont considérés comme des oscillateurs qui se synchronisent grâce au couplage à partir d'un médium informationnel (chimique, auditif, etc.) mais dont le comportement individuel ne permet pas de prédire le comportement global du système (le « patron »). Ces phénomènes de synchronisation entre des oscillateurs ont été mis en évidence grâce notamment aux travaux précurseurs de von Holst (1937, 1973).

Ces travaux ont mis en évidence l'existence de coordinations entre les mouvements périodiques des nageoires (Figure 7). La procédure utilisée consistait d'abord à immobiliser séparément les nageoires latérales et la nageoire dorsale. On observe alors qu'elles oscillent spontanément à des fréquences différentes. Ensuite, on libère les nageoires afin d'observer leur comportement individuel. On observe alors que malgré des fréquences préférentielles différentes, elles se couplent (se synchronisent) en adoptant une fréquence commune différente de celle spontanément adoptée par chacune d'entre-elles. Cette influence mutuelle rend compte de deux tendances opposées, d'une part la tendance au *maintien* (qui incite chaque nageoire à maintenir sa fréquence propre) et d'autre part la tendance à l'*attraction* (qui traduit le fait que chaque nageoire tend à imposer sa fréquence propre à l'autre nageoire) mettant ainsi en évidence l'existence d'un couplage nerveux entre les deux nageoires. Trois comportements sont observés lorsque le poisson est libre de bouger naturellement ses nageoires. En effet, trois relations de phase entre les nageoires sont observées, la coordination absolue où les nageoires se stabilisent sur une fréquence commune, la coordination relative où les nageoires bougent à leur propre fréquence mais se synchronisent temporairement sur une fréquence commune et l'absence de coordination (Figure 7).

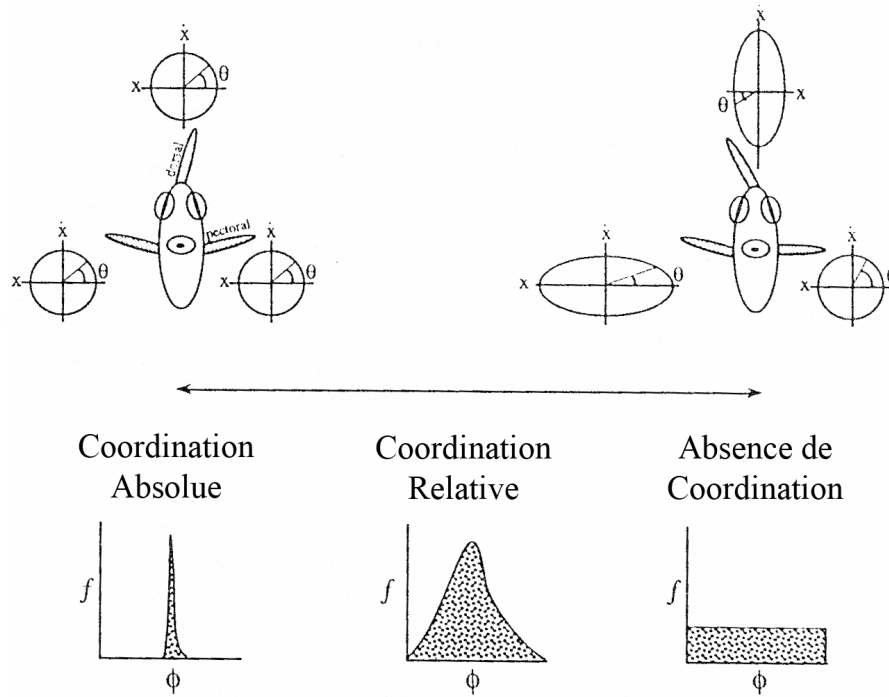


Figure 7 : Illustration des relations de phase entre les nageoires du poisson (Labrus) dans les expériences de von Holst (1937, 1973). La coordination absolue est observée lorsque les deux nageoires bougent à la même fréquence et maintiennent une relation de phase stable. La coordination relative est observée lorsque chaque nageoire bouge à sa propre fréquence mais qu'il subsiste cependant une influence mutuelle et une attraction entre les deux. Enfin, l'absence de coordination est observée lorsque chaque nageoire bouge à sa propre fréquence.

Ces travaux précurseurs montrent que les coordinations inter-segmentaires résultent du couplage, dont la nature peut être informationnelle ou mécanique, entre plusieurs oscillateurs. Ils ont donné suite à des développements chez l'homme dans le cadre des coordinations bimanuelles (Kelso, Southard et Goodman, 1979 ; Kelso, Putnam et Goodman, 1983) ou encore dans celui des pendules manuels (Kugler et Turvey, 1987).

Kelso, Southard et Goodman (1979 ; Kelso, Putnam et Goodman, 1983) ont obtenu des résultats similaires à ceux de von Holst dans une tâche de coordination bimanuelle discrète (Figure 8). Les sujets devaient d'abord effectuer une tâche d'atteinte manuelle d'une cible avec chacune des deux mains mais avec des indices de difficulté différents. Conformément à loi de Fitts (1954), en condition unimanuelle, le temps de mouvement obtenu avec la main dont l'indice de difficulté était le plus faible était plus court que celui de l'autre main. Dans un deuxième temps, les expérimentateurs ont proposé aux sujets d'effectuer la même tâche (un indice de difficulté différent pour chaque main) mais de manière simultanée avec les deux mains. Alors que le temps de mouvement entre les deux mains aurait dû être significativement différent, les résultats obtenus par Kelso, Southard et Goodman (1979 ; Kelso, Putnam et Goodman, 1983) ont montré que les deux mains arrivaient simultanément sur chacune des deux cibles indépendamment de l'indice de difficulté les différenciant (Figure 8). Cette

synchronisation des temps de mouvement sur un temps intermédiaire entre l'indice le plus fort et le plus faible révèle l'existence d'un couplage où chaque main influence le comportement de l'autre. Ces expériences permettent de donner un contenu à la notion de *couplage* : le couplage est le mécanisme par lequel des oscillateurs indépendants se synchronisent spontanément sous la forme d'un patron de coordination émergeant. Le couplage peut être de nature mécanique (forces), visuelle, auditive, olfactive, kinesthésique (Jirsa et Kelso, 2004). Il peut être également influencé par l'intention des sujets (Temprado et al., 1999).

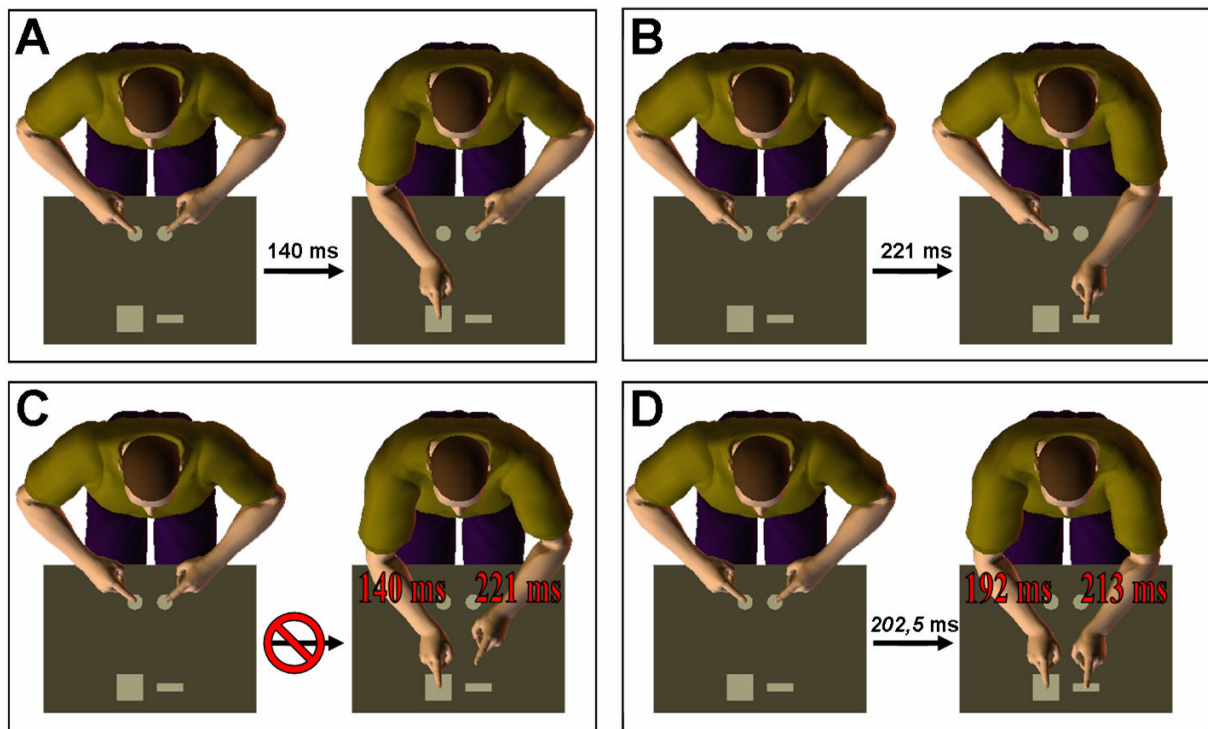


Figure 8 : Illustration du dispositif expérimental de coordination bimanuelle discrète et des principaux résultats obtenus par Kelso, Southard et Goodman (1979, exp. 2). Temps de réaction A) unimanuel du bras droit sur grande cible, B) unimanuel du bras gauche sur petite cible, C) bimanuel attendu, D) bimanuel observé. (Adapté de Kelso, Southard et Goodman, 1979, dans Magill, 2004, p. 85)

Un autre exemple peut-être trouvé dans le paradigme de coordination des pendules manuels introduit par Kugler et Turvey (1987) afin d'étudier les coordinations motrices rythmiques (Figure 9). Ce dispositif expérimental permet de faire varier les contraintes mécaniques appliquées au système bimanuel en modifiant les caractéristiques mécaniques (masse et longueur) qui déterminent la fréquence propre de chaque oscillateur à l'instar des expériences de von Holst sur le poisson. Les sujets devaient faire osciller simultanément les deux pendules soit en phase (les deux pendules se déplacent simultanément dans la même direction) soit en antiphase (les deux pendules se déplacent dans des directions opposées). Les résultats montrent que le patron en phase est plus stable que le patron en antiphase. D'autre part, la modifi-

cation de la fréquence propre de chacun des pendules permet de mettre en évidence la compétition entre les pendules et ainsi la force du couplage mécanique et nerveux qui les associe (Figure 7). On observe en effet que l'augmentation de la différence de fréquence propre entre les deux pendules provoque un décalage temporel constant ou « dérive des états stables ». Ce dispositif expérimental est devenu l'un des plus utilisés pour étudier l'apparition et l'évolution des états stables attracteurs dans les coordinations inter-segmentaires (Kugler et Turvey, 1987).

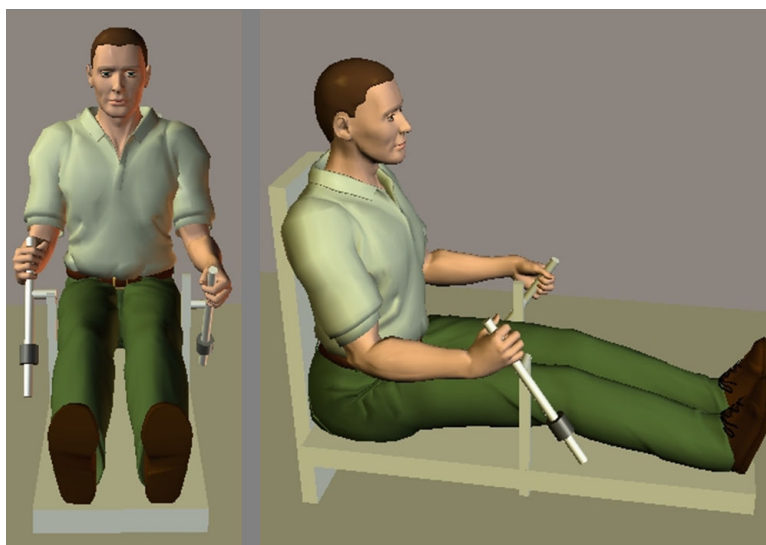


Figure 9 : Illustration du dispositif classique de coordination de pendules manuels (voir commentaires dans le texte, adapté de Kugler et Turvey, 1987 *dans* Temprado et Montagne, 2001).

A partir de ces trois exemples, dans les coordinations inter-segmentaires et bimanuelles en particulier, il semble utile de considérer chaque membre comme un oscillateur « indépendant » mais pouvant être couplé à un ou plusieurs autres pour assembler une coordination spécifique à la tâche. Les oscillateurs couplés peuvent être analysés à partir de l'étude de leurs relations de phase ou de fréquence (Figure 10). Ainsi, la mesure de ce couplage peut se faire à l'aide de l'étude des évolutions d'une variable collective qui rend compte du patron de coordination entre les oscillateurs : la phase relative. Cette dernière correspond à la différence de position de chaque membre dans leur cycle à un instant donné. Elle prend ainsi conventionnellement une valeur de 0° lorsque les membres sont en phase et de 180° lorsque ceux-ci sont en antiphas.

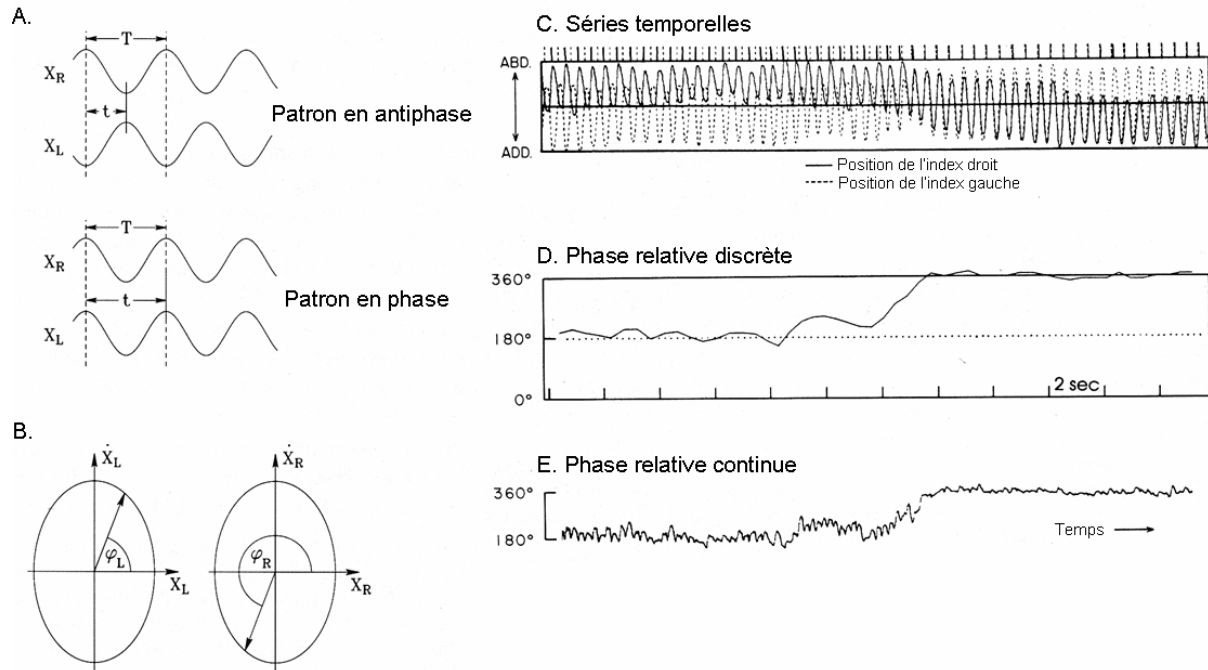


Figure 10 : (A) Calcul de la phase relative discrète par la méthode de l'estimation par point (Zanone et Kelso, 1997). (B) Calcul de la phase relative continue par les trajectoires du plan de phase. (C) Les séries temporelles de la position des deux index montrent la transition du patron en antiphase vers le patron en phase lorsque la fréquence d'oscillation des membres est augmentée. (D) Représentation de la phase relative discrète correspondante dont les valeurs fluctuent autour du patron en antiphase puis du patron en phase. (E) Représentation de la phase relative continue qui est une mesure plus fine des relations spatiotemporelles entre les membres et calculée à partir de la différence des trajectoires du plan de phase (x, \dot{x}) de chaque index.

Le paradigme des coordinations bimanuelles introduit par Kelso (1981, 1984) constitue le paradigme expérimental le plus largement utilisé pour illustrer les phénomènes dynamiques propres aux coordinations motrices. Il a fait l'objet de nombreux développements au cours des vingt dernières années. Dans les expériences initiales réalisées par Kelso (1981, 1984), les sujets devaient réaliser des oscillations rythmiques des index ou des poignets de chaque main dans le plan transversal (c'est-à-dire de part et d'autre du plan sagittal médian du corps, Figure 32). La phase relative permet de résumer la relation spatio-temporelle entre les deux composants à coordonner et rend compte de l'état de coordination du système bimanuel. Les résultats montrent que les sujets adoptent spontanément deux patrons de coordination (en phase et en antiphase) à l'exclusion de tout autre mode. Dans les expériences de Kelso (1981, 1984) le patron de coordination est appelé « en phase » lorsqu'il résulte de la contraction simultanée des muscles homologues alors que le patron « en antiphase » implique la contraction simultanée des muscles non-homologues. D'un point de vue spatial, dans cette expérience, le patron en phase correspond à des mouvements symétriques des membres de part et d'autre du plan sagittal médian du corps. Le patron en antiphase correspond à des mouvements dissymé-

triques de part et d'autre du plan sagittal médian du corps ou de translation d'un point de vue extérieur au sujet (Figure 11).

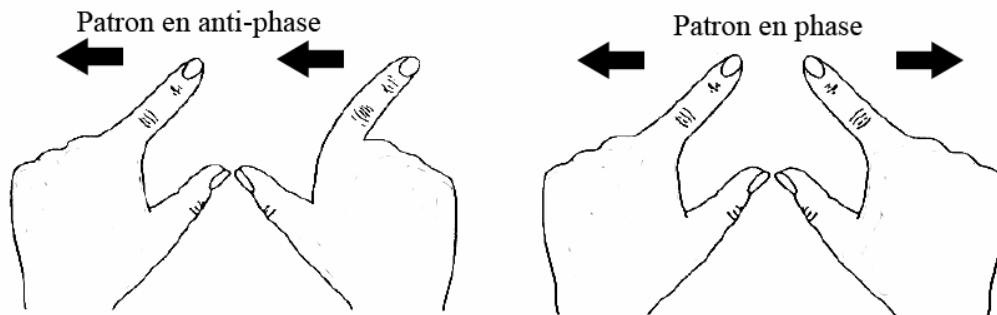


Figure 11 : Illustration des deux patrons préférentiels (en phase et en antiphas) mis en évidence lors de la coordination simultanée des doigts (d'après Kelso, 1995).

Ces deux patrons de coordination préférentiellement adoptés par les sujets correspondent aux états stables du système neuro-musculo-squelettique. En effet, en résumant les caractéristiques spatiotemporelles des relations entre chacun des membres, la phase relative Φ permet d'évaluer avec précision le mode de coordination réalisé et sa stabilité (Figure 10). Elle peut être calculée de manière discrète en rapportant le moment d'apparition d'un événement remarquable de la trajectoire d'un doigt (extension maximale par exemple) à la période entre deux de ces événements de l'autre doigt (Kelso, 1995 ; Zanone et Kelso, 1997), ou bien de manière continue, soit par l'utilisation de l'arc tangent du portrait de phase de chacun des deux composants, soit par la transformée de Hilbert des séries temporelles de chacun des deux composants. Ces patrons préférentiels, adoptés spontanément et sans apprentissage préalable, constituent le répertoire de base des sujets. Dans les expériences de Kelso (1981, 1984), la mesure de la variabilité de la phase relative entre les doigts ou les poignets rend compte du fait que la synchronisation des muscles non-homologues (mode en opposition de phase) est moins stable que celle des muscles homologues (mode en phase). D'autre part, lorsque les sujets réalisent le mode en antiphas et que la fréquence du mouvement d'oscillations des doigts augmente, on observe une augmentation des fluctuations de la phase relative indiquant la perte de stabilité du patron initial. Puis à une certaine fréquence appelée *fréquence critique*, les fluctuations augmentent. Ces fluctuations indiquent la perte de stabilité de la coordination et sont immédiatement suivies d'une transition de phase, c'est-à-dire d'un passage abrupt et spontané vers le patron en phase. La mesure de la variabilité du patron en phase réalisé après la transition de phase indique une restabilisation de la phase relative autour du nouveau patron. Le phénomène de transition de phase peut être interprété comme une réorganisation

fonctionnelle du système éloigné de son état d'équilibre depuis le patron de coordination devenu instable vers un patron de coordination plus stable, face à l'augmentation des contraintes appliquées à ce système (ici la fréquence d'oscillation des doigts). La transition de phase se produit lorsque les sujets se *laissent aller*, c'est-à-dire lorsqu'ils ne s'opposent pas au changement de patron. Cette intention minimale est induite par la consigne « ne pas intervenir ». La fréquence d'oscillation des mouvements est aussi appelée *paramètre de contrôle* dans la mesure où elle induit le changement d'état du système (la transition de phase) sans le prescrire⁵. Selon Kelso (1984), ces phénomènes révèlent l'existence d'une *dynamique de coordination spontanée* sous-jacente qui résulte du couplage entre les deux oscillateurs. La nature et la force du couplage dépendent d'un ensemble de facteurs, appelés *contraintes*⁶. Les contraintes peuvent être de nature énergétiques, intentionnelles, mécaniques, etc. La dynamique de coordination (présence d'états stables, différences de stabilité entre ces états, perte de stabilité, transitions de phase) entre les deux doigts dépend de la force et des modifications du couplage. Les observations expérimentales et la mise en évidence des phénomènes dynamiques dont rendent compte les travaux de Kelso (1981, 1984) ont été formalisées par le modèle HKB (Haken, Kelso et Bunz, 1985).

1.3. Le modèle HKB

Le modèle HKB est une équation de mouvement exprimant les différentes valeurs que peut prendre la phase relative Φ en fonction des contraintes qui sont appliquées au système d'action, notamment le paramètre de contrôle (i.e. la fréquence d'oscillation). Ainsi, la formalisation des résultats obtenus par Kelso et ses collaborateurs sur les coordinations bimanuelles repose sur l'homologie entre les segments qui oscillent (les mains ou les index) et des oscillateurs non-linéaires couplés. Ce couplage est mis en évidence par l'entraînement que chaque oscillateur exerce sur l'autre. La modélisation mathématique HKB est constituée de trois arguments distincts. Le premier est la forme déterministe de l'équation (Haken, Kelso et Bunz, 1985), le deuxième est l'expression d'une force stochastique (Schöner, Haken, et Kelso, 1986) à l'origine des fluctuations de Φ et le troisième celle d'une rupture de symétrie du modèle qui rend compte de la différence entre les oscillateurs qui composent le système d'action (Kelso, DelColle et Schöner, 1990). Depuis une vingtaine d'années, ce modèle robuste continu d'être décliné (on en dénombre pas moins de quinze versions dérivées lors du huitième congrès Eu-

⁵ Le comportement du paramètre d'ordre résume donc l'état du système (i.e. apparition, stabilité et évolution des états du système) en fonction des changements du paramètre de contrôle.

⁶ Une contrainte est ici définie comme un ensemble de forces inductrices de comportements (d'après Baldissera, Borroni, Cavallari et Cerri, 2002)

ropean Workshop on Ecological Psychology en 2004) afin de formaliser le comportement dynamique du système neuro-musculo-squelettique sous l'effet de plusieurs contraintes (musculaires, directionnelles, intentionnelles, etc.). Cependant, le modèle HKB reste la référence pour formaliser la dynamique des coordinations.

1.3.1. Partie déterministe

Dans le modèle HKB, la dynamique de la phase relative Φ peut être exprimée par la fonction suivante où le rapport b/a représente l'effet de la fréquence d'oscillation.

$$V(\Phi) = -a \cos(\Phi) - b \cos(2\Phi).$$

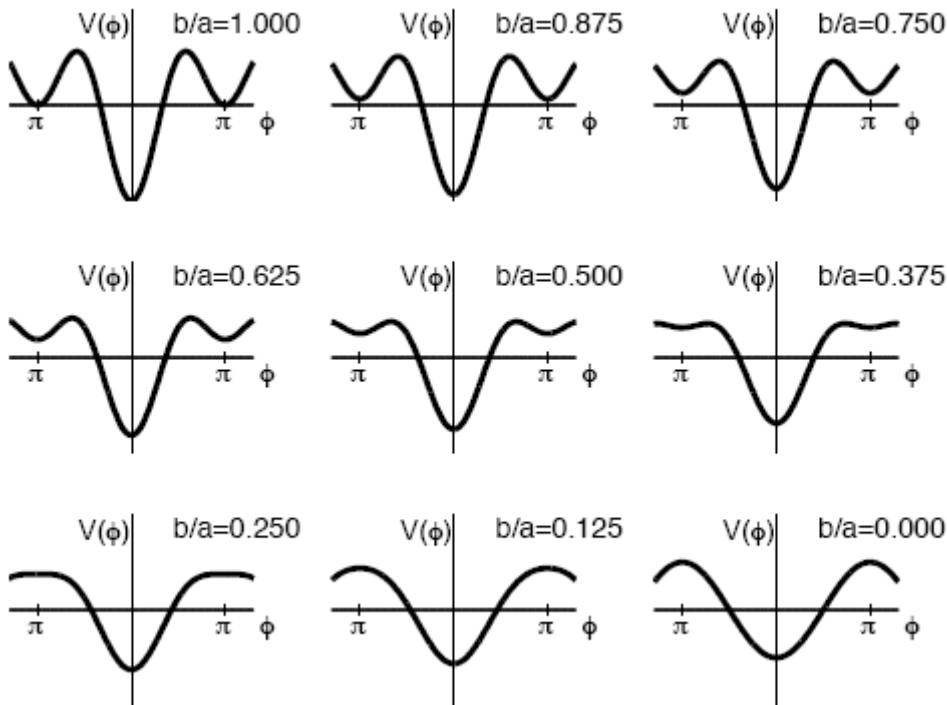


Figure 12 : Représentation de la fonction potentiel $V(\Phi)$ pour différentes valeurs du ratio b/a . Les pentes de la fonction rendent compte de la stabilité de la coordination. Une pente nulle est observée pour les patrons stables représentés ici par une vallée, ou pour les patrons les moins stables représentés ici par une crête.

Dans la mesure où la stabilité de la coordination est représentée par la valeur de la fonction potentiel pour chaque valeur de Φ , la dérivée de la fonction potentiel rend compte des états stables et instables de la coordination. En effet, les états stables correspondent donc à des valeurs de pente égales à 0. Plus la valeur de la pente s'éloigne de 0, plus le système devient instable. Au voisinage des attracteurs (états stables), le retour vers l'état stable est exprimé par le temps de relaxation τ_{rel} . Ainsi, le τ_{rel} dépend de la stabilité des attracteurs. Il est plus court pour 0° que pour 180° . Il est donc possible à partir des deux indicateurs que sont le

τ_{rel} et la variabilité de déterminer la dynamique sous-jacente au système et en particulier les états stables de cette dynamique. La valeur de Φ rend compte des états stables du système. La dérivée de Φ , c'est-à-dire de manière graphique la pente de la fonction, rend compte de la force du couplage. De plus, l'augmentation du rapport b/a , qui correspond à la modification du paramètre de contrôle, s'accompagne d'une modification de la pente, c'est-à-dire au niveau comportemental de la déstabilisation du patron le moins stable lors de l'augmentation de la fréquence.

1.3.2. Partie stochastique

Dans le modèle HKB, la variabilité observée pour chaque état stable est représentée par l'ajout d'un paramètre dans l'équation proposée par Haken, Kelso et Bunz (1985). :

$$V(\Phi) = -a \cos(\Phi) - b \cos(2\Phi) + \sqrt{Q}\xi t,$$

où $\sqrt{Q}\xi t$ représente un bruit de type gaussien en fonction du temps ξt et de puissance Q .

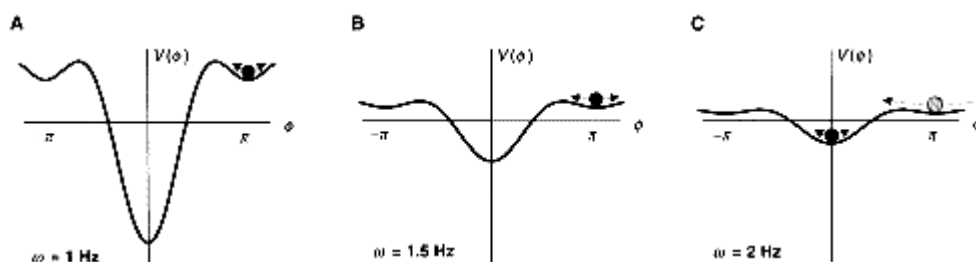


Figure 13 : Représentation des effets conjoints dus à l'augmentation du paramètre de contrôle b/a (exprimé ici en Hz) et du paramètre stochastique ou bruit (représenté ici par les flèches). Lorsque la fréquence d'oscillation des membres augmente, les états initialement stables perdent peu à peu de leur stabilité. La présence du bruit peut conduire ainsi à une transition du patron en antiphase (π) vers le patron en phase (représenté ici par une boule grise au lieu d'une boule noire dans la figure C). (d'après Peper et Beek, 1999).

Ce paramètre permet d'expliquer un changement spontané de patron de coordination lorsqu'une déstabilisation se produit. Son apparition dans le modèle HKB vient de l'observation dans les diverses expériences de fluctuations de Φ autour des valeurs de référence à 0° et 180° (Schöner, Haken et Kelso, 1986). Il permet donc également de rendre compte plus spécifiquement des fluctuations critiques qui précèdent les transitions de phase.

1.3.3. Cas de deux oscillateurs dissemblables

Kelso, DelColle et Schöner (1990) ont également proposé une extension du modèle HKB pour intégrer la différence entre les fréquences propres des segments à coordonner :

$$V(\Phi) = \Delta\omega - a \cos(\Phi) - b \cos(2\Phi) + \sqrt{Q\xi t},$$

où $\Delta\omega$ représente une déviation constante au cours du temps des valeurs de référence à 0° et 180° . Cette déviation résulte de l'interaction de deux oscillateurs dont les fréquences d'oscillation propres sont différentes en raison de leurs caractères morphologiques (poids, longueur, centre de gravité et centre de masse) et neuromusculaires (innervation, raideur, etc.). Ce paramètre est important pour rendre compte des coordinations entre des membres différents comme dans le cas des pendules manuels, entre le poignet et la cheville (Carson, Goodman, Kelso et Elliott, 1995), la respiration et le mouvement (Temprado, Milliex, Grelot, Coyle, Calvin et Laurent, 2002), ou encore entre un segment et un signal (Kelso, DelColle et Schöner, 1990).

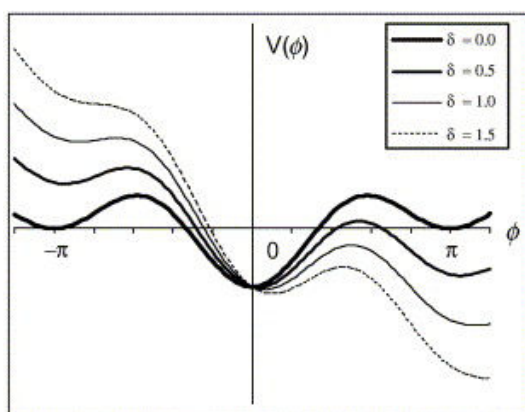


Figure 14 : Influence de la différence de fréquence propre entre les oscillateurs (δ) sur la dynamique des coordinations. En basculant le potentiel, δ déplace la localisation des minima (d'après Peper, Ridderikhoff, Daffertshofer et Beek, 2004).

Le modèle HKB, développé à partir de la théorie des oscillateurs couplés, a permis la formalisation des principales observations de la dynamique spontanée des coordinations bi-manuelles. Il a servi à formaliser la présence de deux états préférentiels stables (phase et anti-phase). Il a également autorisé la modélisation de la différence de stabilité entre ces deux états (le patron en phase est plus stable que le patron en antiphase), l'apparition de fluctuations critiques de la phase relative aux abords d'une transition de phase, et les transitions de phase abruptes et spontanées du mode de coordination devenu instable vers un mode de coordination plus stable lorsque l'effet du paramètre de contrôle le requiert. Il a permis de représenter la modification de la topologie du nombre de patrons stables avec la diminution du nombre d'états stables lorsque la contrainte imposée par le paramètre de contrôle augmente (de la multi-stabilité vers la mono-stabilité). Il a enfin autorisé la formalisation du phénomène

d'hystérèse caractéristique de la tendance des systèmes dynamiques au maintien de leur état. Ce modèle permet ainsi de prédire le comportement des coordinations.

1.4. Les coordinations sensori-motrices : une phénoménologie⁷ commune

Depuis les travaux de Kelso (1981, 1984) sur les coordinations bimanuelles, de nombreuses études ont mis en évidence l'existence d'une dynamique spontanée (présence d'états stables attracteurs, la stabilité, la perte de stabilité, et les transitions d'un mode de coordination à un autre) dans d'autres tâches : les coordinations inter-segmentaires, les coordinations intra-segmentaires et les coordinations avec un événement se déroulant dans l'environnement (Figure 15).

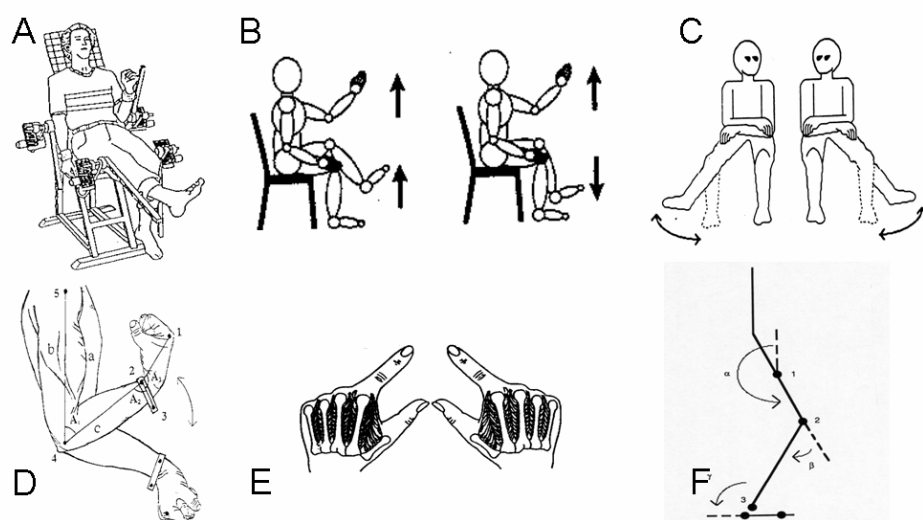


Figure 15 : Exemples de coordinations utilisées pour étudier la dynamique des coordinations inter-segmentaires (sources : A) Kelso et Jeka, 1992, B) Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982, E) Kelso, 1984, F) Bardy, Marin, Stoffregen et Bootsma, 1999), intra-segmentaires (source : D) Buchanan et Kelso, 1993) et interpersonnelles (source : C) Schmidt, Carello et Turvey, 1990).

Les coordinations inter-segmentaires correspondent aux coordinations impliquant différents segments corporels comme le poignet et la cheville, les bras et les jambes, les mains, etc. (Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Baldissera, Cavallari, Marini et Tassone, 1991 ; Carson et al., 1995 ; Jeka, Kelso et Kiemel, 1993 ; Kelso, 1984). Ces études montrent que deux patrons sont spontanément adoptés par les sujets. Dans les coordinations impliquant des membres homologues, le patron en phase correspond à des mouvements réalisés de manière symétrique par rapport au plan sagittal médian du corps. Le patron en antiphase correspond à des mouvements s'effectuant de manière asymétrique, un membre s'approchant du plan sagittal médian du corps alors que l'autre s'en éloigne. Dans les coordinations impliquant des

⁷ Le terme de phénoménologie fait ici référence à son sens premier, c'est-à-dire la description des phénomènes.

membres non-homologues, le patron en phase correspond à des mouvements réalisés dans les mêmes directions par rapport à un cadre de référence extérieur au sujet. Le patron en antiphase correspond à des mouvements s'effectuant dans des directions opposées. Indépendamment du type de coordination, lorsque la fréquence du mouvement augmente, on assiste à des transitions de phase majoritairement depuis le patron en antiphase vers le patron en phase. Cette dynamique est ainsi principalement influencée par les contraintes neuromusculaires dans le cas des coordinations entre des membres homologues et par les contraintes directionnelles dans le cas des coordinations entre des membres non-homologues (pour une revue Swinnen, 2002). Les coordinations intra-segmentaires (ou interarticulaires) correspondent aux coordinations impliquant différentes articulations du même membre comme le coude et le poignet, ou le poignet et les doigts (Buchanan et Kelso, 1993 ; Kelso, Buchanan et Wallace, 1991 ; Sallagoïty, Athènes, Zanone et Albaret, 2004). Dans ce type de coordination, les phénomènes dynamiques (présence d'états stables, différences de stabilité entre ces états, perte de stabilité, transitions de phase) sont les mêmes que ceux observés dans les coordinations inter-segmentaires. Par exemple, Buchanan et Kelso (1993) ont réalisé une expérience dans laquelle les participants devaient coordonner les mouvements de flexion et d'extension de leur coude avec les mouvements de flexion et d'extension du poignet du même membre. L'avant-bras des sujets était placé soit en pronation, soit en supination, de telle manière qu'un mouvement avec les mêmes propriétés spatiales pouvait être réalisé avec des activations musculaires différentes. Leurs résultats ont montré que la dynamique sous-tendant cette coordination était directionnelle. Les coordinations avec l'environnement correspondent aux coordinations entre deux ou plusieurs personnes (Schmidt, Carello et Turvey, 1990, Temprado et Laurent, 2004) ou entre un membre et un stimulus externe auditif, visuel, ou haptique (Kelso, delColle et Schöner, 1990). Là encore, la dynamique de ces coordinations met en évidence (i) la présence d'états stables, (ii) leur perte de stabilité en fonction des contraintes (comme la fréquence) appliquées au système d'action spécifique à la tâche et (iii) les transitions de phase du patron de coordination le moins stable vers le patron de coordination le plus stable. Schmidt, Carello et Turvey (1990) montrent par exemple dans une tâche de coordination des jambes de deux personnes assises côte à côte que les patrons de coordination correspondant à des mouvements dans les mêmes directions ou dans des directions opposées sont préférentiellement et spontanément adoptés par les sujets lorsqu'ils se regardent. De plus, le patron de coordination correspondant à un déplacement des jambes dans des directions identiques est toujours plus stable et plus précis que le patron caractérisé par un déplacement des jambes dans des directions opposées. Enfin, lorsque la fréquence d'oscillation des jambes augmente et que le patron

de coordination initialement réalisé est l'antiphase (directions opposées), on assiste à une dés-stabilisation de ce patron puis à une transition de phase abrupte et spontanée depuis le patron en antiphase vers le patron en phase. L'ensemble de ces exemples nous montre qu'en dépit du fait que ces coordinations impliquent des mouvements entre des systèmes d'actions différents, la phénoménologie dynamique est toujours observée. En revanche, les processus et les contraintes qui sous-tendent l'émergence des comportements coordonnés observés, sont différents.

2. Nature et rôle des contraintes dans l'émergence de la dynamique spontanée des coordinations

La question qui se pose est bien de savoir comment différentes contraintes contribuent à l'émergence des comportements spontanément coordonnés. Un corollaire à cette question est de savoir comment une phénoménologie commune décrite précédemment masque l'influence des contraintes de différentes natures. Selon Baldissera et al. (2002), le terme de contrainte ne doit pas être compris comme quelque chose qui limite, qui empêche le mouvement mais comme quelque chose qui induit, qui oblige, sans la prescrire, la production d'un certain type de comportement (e.g. la fréquence d'oscillation est un exemple typique de contrainte non spécifique). Comme nous l'avons vu dans les exemples présentés au chapitre précédent, deux types de contraintes ont été étudiés de manière prédominante dans le champ des coordinations inter-segmentaires : les contraintes *neuromusculaires* et les contraintes *directionnelles*. Les travaux réalisés sur les tâches de coordination entre des membres homologues ont principalement étudié et mis en évidence les contraintes neuromusculaires (Kelso, 1984 ; Riek, Carson et Byblow, 1992 ; Swinnen, Jardin, Meulenbroek, Dounskaia et Hofkens-van Den Brandt, 1997 ; Swinnen et Wenderoth, 2004). En revanche les travaux réalisés sur les tâches de coordination entre des membres non-homologues ont principalement étudié et mis en évidence les contraintes directionnelles (Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Carson et al., 1995 ; Swinnen, 2002 ; Swinnen et al., 1997).

2.1. Les contraintes neuromusculaires

Deux types de travaux ont étudié les contraintes neuromusculaires. Un premier groupe de travaux est constitué par les expériences mettant en évidence le rôle du couplage neuromusculaire homologue et son interprétation neurophysiologique (pour une revue Carson, 2005). Le deuxième groupe est constitué d'expériences dans lesquelles le mode d'action des muscles est modifié par des changements de posture de manière à mettre en évidence le rôle

joué par les facteurs mécaniques sur la contrainte neuromusculaire et plus généralement sur la dynamique des coordinations entre des membres homologues.

2.1.1. Le principe d'homologie musculaire

Depuis les travaux pionniers réalisés par Kelso (1981, 1984) portant sur une tâche d'oscillation rythmique des index ou des poignets, une abondante littérature s'est intéressée à la dynamique des coordinations bimanuelles (voir Kelso, 1995 ; Swinnen et Wenderoth, 2004). Il a été montré que les contraintes imposées par l'activation simultanée des muscles homologues ou non-homologues de chaque membre affectent de manière prédominante (si non exclusivement) à la fois la stabilité et la précision des patrons de coordination bimanuels (Figure 16). Ces observations sont interprétées comme une preuve de l'existence d'une dynamique sous-jacente des coordinations bimanuelles résultant du couplage neuromusculaire entre les membres.

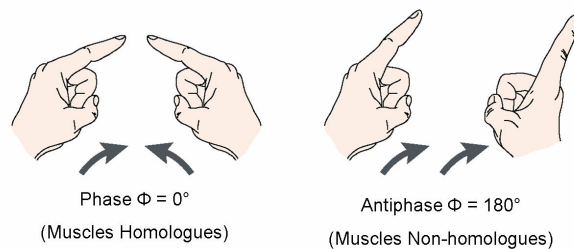


Figure 16 : Patrons de coordination en phase et en antiphase dans les tâches d'oscillations rythmiques des index (d'après Swinnen, 2002).

L'influence du couplage neuromusculaire sur la dynamique des coordinations est couramment appelée *contrainte neuromusculaire*. Le principe qui sous-tend la contrainte neuromusculaire est appelé principe d'homologie musculaire (ou *principe de couplage musculaire homologue*) dans la littérature (Swinnen, 2002 ; Swinnen et al., 1997 ; Swinnen et al., 1998). Il rend compte du fait que le SNC tend spontanément à activer simultanément les groupes musculaires homologues. D'autres travaux ont étudié plus spécifiquement le poids du principe d'homologie musculaire dans les tâches de coordination bimanuelle. Dans l'expérience de Riek, Carson et Byblow (1992), les sujets devaient réaliser des mouvements de flexion et d'extension des index dans le plan de mouvement horizontal avec les deux avant-bras placés dans une posture neutre ou en pronation, ou bien avec un avant-bras dans une posture neutre et l'autre en pronation. Les sujets devaient réaliser deux patrons de coordination en phase et en antiphase. Le patron en phase correspondait à l'activation simultanée des muscles homolo-

gues et le patron en antiphase à l'activation simultanée des muscles non-homologues. Les résultats de cette expérience ont montré que le patron en phase était plus stable, plus précis et provoquait moins de transitions que le patron en antiphase. Cattaert, Semjen et Summers (1999) ont proposé une tâche bimanuelle de traçage de cercles dans le plan de mouvement transversal. Les sujets devaient réaliser des cercles à l'aide de mouvements caractérisés par l'activation simultanée des mêmes muscles de chaque bras (couplage simultané homologue correspondant à des mouvements symétriques par rapport au plan sagittal médian du corps) ou par l'activation alternée de ces muscles (couplage simultané non-homologue correspondant à des mouvements asymétriques par rapport au plan sagittal médian du corps) à différentes fréquences imposées par un métronome. Leurs résultats montrent que les patrons de coordination homologue sont plus stables, plus précis et provoquent moins de transitions de phase vers l'autre mode de coordination que les patrons de coordination non-homologue (Carson, 2005 ; Ridderikhoff, Daffertshofer, Peper et Beek, 2005 ; Ridderikhoff, Peper et Beek, 2006 ; pour des conclusions similaires).

Les travaux récents de Riek et Woolley (2005) corroborent l'hypothèse d'un rôle déterminant des contraintes neuromusculaires (et plus particulièrement *neuro-anatomiques*⁸) dans les coordinations inter-segmentaires. Les sujets devaient réaliser des mouvements de « tapping » alternés avec deux doigts adjacents de chaque main (index avec majeur IM ou majeur avec annulaire MA). Les mouvements étaient réalisés selon deux modes de coordination (symétrie miroir ou parallèle). L'avant-bras droit était placé en posture de pronation, neutre ou de supination. Les résultats de cette étude montrent que lorsque la main droite était en posture de pronation, des transitions étaient observées uniquement depuis le mode de coordination en symétrie parallèle vers le mode de coordination en symétrie miroir quelle que soit l'association des doigts (MI-IM, MI-MA, AM-IM, AM-MA). Au contraire, lorsque l'avant-bras était en posture de supination, des transitions étaient observées uniquement depuis le mode de coordination en symétrie miroir vers le mode de coordination en symétrie parallèle quelle que soit l'association des doigts. En revanche, lorsque l'avant-bras était en posture neutre, les définitions de symétrie-miroir ou parallèle n'avaient plus de sens car les mains se déplacent de manière orthogonale. Toutefois, définis de manière neuromusculaire, les résultats montrent qu'indépendamment de l'orientation spatiale des membres, il existe une forte tendance à la synchronisation des muscles homologues lorsque les coordinations impliquent des membres homologues. En revanche, lorsque les coordinations sont incongruentes, c'est-à-dire

⁸ Les contraintes neuro-anatomiques correspondent au rôle joué par les modifications de l'action des muscles suite à des modifications de posture sur la dynamique des coordinations.

lorsque les paires de doigts sont différentes, les patrons les plus stables impliquent la coordination entre les doigts dont le contrôle est anatomiquement le plus fin (dans l'ordre, index, puis majeur et enfin annulaire) indépendamment de l'orientation spatiale des membres ou de la posture de l'avant-bras. Les résultats suggèrent que les contraintes neuromusculaires (ici sous-tendues par les contraintes neuro-anatomiques) sont déterminantes dans la stabilité et la précision des coordinations entre les doigts.

Ces travaux mettent en évidence que le poids du système effecteur sur la dynamique des coordinations bimanuelles est relativement indépendant des propriétés cinématiques du mouvement réalisé.

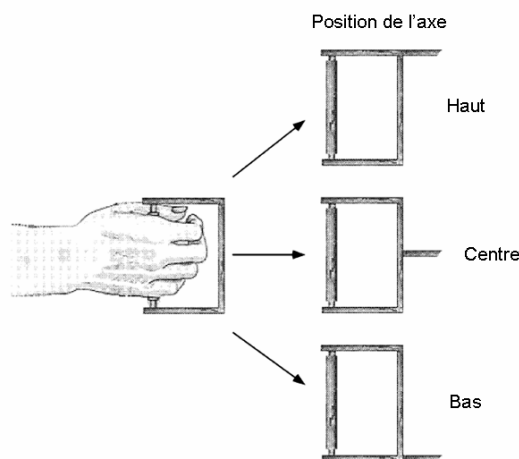
2.1.2. Les contraintes mécaniques appliquées aux actions musculaires

Les contraintes mécaniques liées, par exemple, aux modifications de la posture de l'avant-bras, influencent également la dynamique spontanée des coordinations. Plusieurs travaux suggèrent en effet que lorsque les coordinations bimanuelles impliquent des mouvements de doigts, les contraintes neuromusculaires sous-tendues par les caractéristiques neuro-physiologiques particulières de ces membres jouent un rôle exclusif dans l'émergence des patrons de coordination (Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Kelso, Buchanan et Wallace, 1991). Les coordinations entre les doigts sont considérées comme un cas particulier des coordinations bimanuelles mais particulièrement adaptées à la mise en évidence du rôle joué par les contraintes neuromusculaires dans la dynamique des coordinations entre les membres homologues.

La nature et le rôle des contraintes mécaniques ont également été étudiés lors de travaux récents sur les coordinations bimanuelles (Carson et Riek, 2000 ; Carson, Riek, Smeethurst, Párraga et Byblow, 2000) et dans les tâches de perception-action (Carson, 1996 ; Carson et Riek, 1998).

Carson et al. (2000, expérience 3) ont montré que les contraintes neuromusculaires (et plus spécifiquement neuro-mécaniques) jouaient un rôle dominant sur la dynamique des coordinations bimanuelles. Les sujets devaient réaliser une tâche de pronation et de supination des avant-bras dans le plan coronal à l'aide de poignées (Figure 17) dont la position du centre de rotation était manipulée (en haut ou en bas). Cette procédure leur permettait de croiser les contraintes dues à l'activation des groupes musculaires homologues et les contraintes dues à la position du centre de rotation. Lors de cette expérience, le changement de position de l'axe de rotation n'affectait pas la nature des muscles impliqués dans le mouvement mais leur mode d'action. Par exemple lorsque l'axe de rotation est placé en bas, un mouvement de pronation

induit une rotation du cubitus autour du radius provoquant un rapprochement de la main vers le plan sagittal médian du corps. Alors que lorsque l'axe de rotation est placé en haut, un même mouvement de pronation induit une rotation du radius autour du cubitus provoquant un éloignement de la main du plan sagittal médian du corps.



d'après Carson, Riek, Smethurst, Párraga et Byblow, 2000

Figure 17 : Schéma du dispositif expérimental utilisé par Carson et al., 2000.

Les résultats de cette expérience ont montré que les patrons de coordination caractérisés par l'activation simultanée des groupes musculaires homologues sont plus stables et plus précis que les patrons caractérisés par l'activation simultanée des groupes musculaires non-homologues quelles que soient les positions des centres de rotation des avant-bras (les deux en haut ou les deux en bas). De plus, les transitions s'effectuaient des patrons de coordination en antiphase vers les patrons de coordination en phase. En revanche, lorsque les centres de rotation des avant-bras étaient positionnés de manière différente (un en haut et l'autre en bas), la modification des contraintes neuro-musculo-squelettiques affectait la stabilité et la précision des patrons de coordination. Ces résultats démontrent que les contraintes neuromusculaires et plus spécifiquement le contexte neuro-mécanique sont des facteurs déterminant de la précision et de la stabilité de la dynamique des coordinations bimanuelles.

L'ensemble de ces études suggère que la dynamique des coordinations bimanuelles dépend des contraintes neuromusculaires et mécaniques.

Des observations similaires ont été obtenues dans d'autres études récentes portant sur des tâches unimanuelles de synchronisation (ou de syncopation) du mouvement d'un doigt ou du poignet avec un signal auditif ou visuel (Carson, 1996 ; Carson et Riek, 2000 ; Carson et al., 2000 expériences 1 et 2 ; voir Carson et Kelso, 2004 pour une revue). Carson (1996) a

montré que le patron correspondant à la flexion du doigt en coïncidence avec le signal du métronome était plus stable que le patron produit par l'extension du doigt en coïncidence avec le signal du métronome, quelle que soit la position du poignet (pronation, position neutre ou supination). De plus, les transitions de phase sont observées depuis le patron en extension coïncidant avec le métronome vers le patron en flexion coïncidant avec le métronome, mais jamais dans l'autre sens (c'est-à-dire du patron en flexion vers le patron en extension). Selon Carson (1996), ces résultats mettent en évidence le rôle dominant des contraintes neuromusculaires sur la dynamique des coordinations motrices.

D'autres travaux réalisés à la suite de ceux de Carson (1996) ont confirmé ces résultats. En effet, Carson et Riek (1998) ont montré dans une tâche de coordination unimanuelle que les changements de posture du poignet (flexion, position neutre, extension) ne modifient pas la dynamique des coordinations unimanuelles puisque le patron de coordination caractérisé par des mouvements de flexion du doigt coïncidant avec le métronome est toujours plus stable que le patron de coordination caractérisé par des mouvements d'extension coïncidant avec le métronome. De plus, les résultats montrent que la position du poignet influence le moment d'apparition des transitions de phase pour le patron en extension coïncidant avec le métronome suggérant que la dynamique globale des coordinations unimanuelles est en partie affectée par les contraintes mécaniques.

L'ensemble de ces travaux montre que le système neuro-musculo-squelettique impose des contraintes spécifiques qui affectent la stabilité des coordinations bimanuelles et gouverne en grande partie la dynamique des coordinations motrices. Toutefois, d'autres travaux ont mis en avant le rôle joué par les caractéristiques spatiales du déplacement des membres sur la dynamique des coordinations.⁹

2.2. Les contraintes spatiales

Parallèlement aux travaux conduits par Kelso et ses collaborateurs (1981. 1984), d'autres études sur les coordinations impliquant des membres non-homologues (poi-

⁹ Une lecture différente des résultats obtenus par les travaux de Carson et al., 2000 montre que les patrons de coordination les plus précis, les plus stables et provoquant le moins de transition de phase sont les patrons de coordination caractérisés par un haut degré de symétrie par rapport au plan sagittal médian du corps. En effet, lorsque les axes de rotation des deux poignées sont situés en haut ou en bas, les mouvements caractérisés par l'activation simultanée des muscles homologues correspondent à des déplacements symétriques des membres dans l'espace par rapport au plan sagittal médian du corps. De plus, lorsque les axes de rotation des poignées sont opposés (c'est-à-dire l'un en haut et l'autre en bas), les résultats montrent que les patrons les plus stables et précis sont caractérisés par des mouvements symétriques par rapport à l'axe antéropostérieur situé sur le plan sagittal médian du corps. Nous reviendrons sur les questions de symétrie dans le chapitre III.2.

gnet/cheville, coude/poignet) offrent un point de vue différent des observations faites dans le cadre des coordinations bimanuelles (pour une revue, Swinnen, 2002).

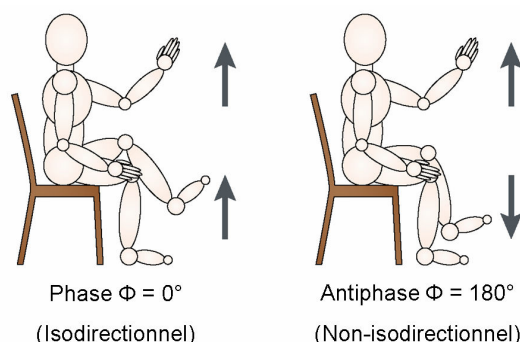


Figure 18 : Patrons de coordination isodirectionnel et non-isodirectionnel dans les tâches de coordination ipsilatérale entre le poignet et la cheville (d'après Swinnen, 2002).

En effet, ce type de coordinations a permis de mettre en évidence le rôle de la contrainte directionnelle. D'une manière générale, les résultats de ces études montrent que les patrons de coordination caractérisés par un déplacement des membres dans des directions identiques par rapport à un cadre de référence extérieur¹⁰ au sujet sont toujours plus stables, plus précis et provoquent moins de transitions de phase que les patrons de coordination caractérisés par un déplacement des membres dans des directions opposées (toujours par rapport à un cadre de référence extérieur au sujet). Dans ce type de tâche, la manipulation de la posture de l'avant-bras (en pronation ou en supination) a été utilisée afin d'étudier le rôle joué par les contraintes directionnelles sur la stabilité et la précision des patrons de coordination. L'hypothèse sous-jacente à cette procédure est qu'un changement de la position de l'avant-bras modifie le mode d'action des groupes musculaires responsables des patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels sans pour autant modifier les couplages neuromusculaires (homologue ou non-homologue)¹¹. En effet, la comparaison de l'activité des groupes musculaires de l'avant-bras en position de pronation ou de supination sur la flexion ou l'extension du poignet montre que l'action des muscles (force, amplitude) change sans que le couplage entre les muscles homologues ou non-homologues ne soit affecté de façon importante (Baldiisera, Cavallari et Tesio, 1994). Ainsi, la contrainte directionnelle serait indépendante de la contrainte neuromusculaire. Baldiisera, Cavallari, et Civaschi (1982) ont étudié les coordinations ipsila-

¹⁰ Dans un cadre de référence extérieur au sujet, deux points se déplaçant de part et d'autre du plan sagittal médian du sujet sont perçus comme se déplaçant dans des directions opposées alors que dans un cadre de référence centré sur le sujet, ces deux points se rapprochent de lui donc se déplacent dans la même direction.

¹¹ Cette interprétation est contraire à l'idée que la modification de la posture permet de différencier les effets des contraintes directionnelles et neuromusculaires. Toutefois, les travaux postérieurs de Carson et al., 1995 ne changent rien à l'interprétation globale de Baldiisera, Cavallari et Tesio, 1994.

térales entre la main et le pied dans lesquelles les deux segments se déplaçaient dans la même direction ou dans des directions opposées (Figure 18). Au cours de cette expérience, la position de l'avant-bras était manipulée (en pronation ou en supination) de telle manière que les mouvements isodirectionnels ou non-isodirectionnels de la main et du pied résultaient d'activations musculaires différentes en fonction de la posture de l'avant-bras. En effet, un mouvement isodirectionnel réalisé avec l'avant-bras en pronation résultait de l'activation simultanée des groupes musculaires isofonctionnels¹² (fléchisseurs plantaires du pied avec fléchisseurs de la main), alors qu'un même mouvement réalisé avec l'avant-bras en supination résultait de l'activation simultanée des groupes musculaires non-isofonctionnels (fléchisseurs plantaires du pied avec extenseurs de la main). Inversement, un mouvement non-isodirectionnel réalisé avec l'avant-bras en pronation résultait de l'activation simultanée des groupes musculaires non-isofonctionnels (fléchisseurs plantaires du pied avec extenseurs de la main), alors qu'un même mouvement réalisé avec l'avant-bras en supination résultait de l'activation simultanée des groupes musculaires isofonctionnels (fléchisseurs plantaires du pied avec fléchisseurs de la main).

Les résultats de cette étude ont montré que les mouvements non-isodirectionnels étaient moins stables, moins précis et produisaient plus de transitions que les mouvements isodirectionnels. En effet, les transitions de phase se produisaient exclusivement depuis les mouvements non-isodirectionnels vers les mouvements isodirectionnels indépendamment de la posture de l'avant-bras (en pronation ou en supination). L'absence d'effet due à la modification de la posture de l'avant-bras a conduit Baldissera, Cavallari et Civaschi (1982) à la conclusion que la contrainte imposée par la direction des mouvements était le facteur déterminant de la stabilité et de la précision des patrons de coordination entre la main et le pied, indépendamment du mode d'activation des muscles impliqués dans le mouvement, c'est-à-dire de la contrainte neuromusculaire. A la suite des travaux de Baldissera, Cavallari et Civaschi (1982), d'autres recherches ont étudié la stabilité et la précision des patrons de coordination entre la main et le pied et ont obtenu des résultats convergents sur la nature isodirectionnelle du couplage entre les membres ipsilatéraux (Carson et al., 1995). De plus, la dominance de la contrainte directionnelle (« *direction-dépendance* ») sur la stabilité des patrons a été observée dans d'autres études sur les coordinations entre les jambes et les bras (Jeka et Kelso,

¹² Le principe d'homologie musculaire n'est pas directement transposable depuis le cas des coordinations entre des membres homologues comme les deux mains vers des coordinations impliquant des membres non-homologues. Dans le cas des coordinations entre des membres non-homologues comme la main et le pied, l'activation simultanée des groupes musculaires homologues correspond à l'activation simultanée des groupes musculaires ayant la même origine phylogénétique en terme de muscles antigravitaires (Carson et Riek, 1998).

patrons était affectée par la direction du mouvement. En effet, le patron de coordination isodirectionnel était toujours plus stable que le patron de coordination non-isodirectionnel.

Ces résultats suggèrent que la direction du déplacement des membres (isodirectionnelle ou non-isodirectionnelle) détermine la stabilité des coordinations ipsilatérales indépendamment de la nature des groupes musculaires activés simultanément (homologue ou non-homologue), c'est-à-dire des couplages entre des groupes musculaires spécifiques. Les résultats observés dans les coordinations intra-segmentaires suggèrent que la dominance des contraintes directionnelles pourrait être une conséquence de la réalisation des coordinations dans le plan de mouvement sagittal davantage que le fait de coordonner des membres non-homologues. Cette préférence à exécuter des mouvements isodirectionnels de manière plus précise et plus stable que les mouvements non-isodirectionnels dans le plan de mouvement sagittal est appelée *contrainte directionnelle* (ou *principe de couplage isodirectionnel*) dans la littérature (Swinen, 2002 ; Swinnen et al., 1997, p. 349 ; Swinnen et al., 1998).

Selon Borroni, Cerri et Baldissera (2004), dans les coordinations impliquant des membres non-homologues, le principe d'isodirectionnalité est sous-tendu par les modifications de l'excitabilité des zones de projections motrices innervant les muscles responsables des mouvements de flexion et d'extension de la main en fonction de la posture de l'avant-bras, en pronation ou en supination, lors de mouvements périodiques de flexion et d'extension du pied ipsilatéral. Les auteurs ont montré que lorsque l'avant-bras est en pronation, la modulation de l'excitabilité entre les fléchisseurs et les extenseurs du poignet est sinusoïdale mais sa phase est inversée. C'est-à-dire que l'excitabilité des fléchisseurs augmente durant la flexion plantaire du pied et décroît pendant la flexion dorsale du pied. La modulation de l'excitabilité des extenseurs est inversée par rapport à celle des fléchisseurs. Lorsque la main est en supination, l'effet inverse est observé. Ces résultats suggèrent que les modulations de l'excitabilité des systèmes neuromusculaires de la main et du pied ont des origines centrales communes. Ces deux systèmes sont organisés de manière à être dépendant de la direction du mouvement et non de l'activation musculaire associée au mouvement. Une question qui se pose est de savoir si cette interprétation pourrait s'appliquer aux coordinations bimanuelles. Cette question est d'autant plus importante que la question du rôle des contraintes spatiales (directionnelle) et de leur interaction avec les contraintes neuromusculaires a rarement été abordée dans la littérature. C'est l'objet d'une partie de ce travail de thèse.

3. Problématique de la thèse

3.1. Une dichotomie remise en question

La plupart des travaux qui s'intéressent au rôle des contraintes dans la dynamique des coordinations a étudié de manière isolée les contraintes neuromusculaires et directionnelles, en utilisant des conditions expérimentales (type de tâche, plan de mouvement) différentes et en négligeant par là-même leurs possibles interactions (Swinnen et al., 1997 ; pour une revue Swinnen, 2002). Si l'on se réfère aux travaux cités précédemment, nous pouvons constater que le *principe d'homologie musculaire* a été identifié principalement dans les tâches de coordination bimanuelle réalisées dans le plan transversal alors que le *principe d'isodirectionnalité* a été identifié à partir des travaux reposant sur des tâches de coordination entre des membres non-homologues réalisées dans le plan de mouvement sagittal.

Dans les coordinations bimanuelles, les résultats de plusieurs études accréditent la dichotomie entre les contraintes neuromusculaires et directionnelles (Mechsner, 2004a,b ; Mechsner et al., 2001 ; Mechsner et Knoblich, 2004, Riek, Carson et Byblow, 1992). Nous avons vu que les résultats obtenus par Riek, Carson et Byblow (1992), dans une tâche de coordination bimanuelle (flexion - extension des index) réalisée dans le plan de mouvement transversal, sont en complet désaccord avec l'hypothèse d'une interaction puisque les auteurs ont montré que dans le plan sagittal, l'influence des contraintes neuromusculaires était exclusive par rapport aux contraintes directionnelles (Carson, 1996 ; Carson et al., 2000, pour des conclusions similaires). Les travaux de Mechsner et al. (2001) sont également en désaccord avec l'hypothèse d'une interaction. Ils ont demandé aux sujets de réaliser des mouvements rythmiques d'abduction et d'adduction des index dans le plan transversal avec les deux avant-bras en pronation ou en supination, ou avec un avant-bras en pronation et l'autre en supination (Figure 20). Cette procédure permettait de manipuler la direction relative des membres dans l'espace indépendamment du type d'activation musculaire associé.

Ainsi, les résultats obtenus par Mechsner et al. (2001) sont totalement différents de ceux obtenus par Riek, Carson et Byblow (1992). En effet, Mechsner et ses collaborateurs (2001) montrent qu'indépendamment du type d'activation musculaire (homologue ou non-homologue), un mouvement bimanuel caractérisé par un déplacement des membres en symétrie-miroir par rapport au plan sagittal médian du corps est plus stable qu'un mouvement asymétrique. Ces résultats introduisent la question du rôle joué par les contraintes de symétrie spatiale sur la dynamique des coordinations bimanuelles. Les auteurs suggèrent que les patrons d'activation musculaire ne sont pas responsables de la stabilité, de la perte de stabilité et

des transitions de phase dans les coordinations bimanuelles mais que ces coordinations résultent des contraintes spatiales dont le support perceptif est visuel (ou proprioceptif).

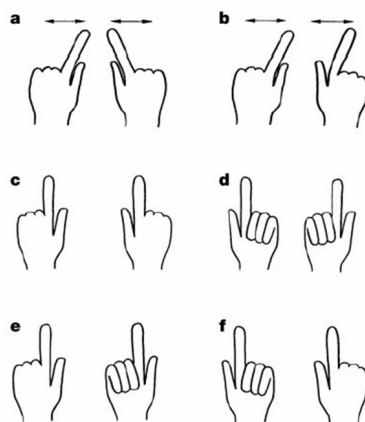


Figure 20 : les mouvements des doigts étaient produits par (a) l'activation simultanée des muscles homologues ou (b) l'activation simultanée des muscles non-homologues. Chacun de ces deux patrons était réalisé avec les avant-bras (c, d) en position similaire ou (e, f) en position dissimilaire (d'après Mechsner et al., 2001).

Ces conclusions ont suscité (et suscitent encore) un débat très animé (voir le numéro de décembre 2004 de la revue *Journal of Motor Behavior* pour un débat sur cette hypothèse et notre contribution : Temprado et Salesse, 2004). En effet, cette dichotomie, qui postule une influence univoque de telle ou telle contrainte, semble contraire à la philosophie originelle de l'approche des patrons dynamiques de coordination qui ne considère que le niveau d'analyse macroscopique des *patrons* pour étudier le mouvement humain. Dans son orthodoxie initiale, l'approche des patrons dynamiques stipule que la dynamique des coordinations résulte de l'interaction complexe entre de multiples contraintes dont l'étude séparée ne permet pas de comprendre le comportement global du système. La recherche d'une cause « univoque » (neuromusculaire, directionnelle) à l'explication de la dynamique des coordinations dévie des pré-supposés théoriques et conceptuels initiaux de l'approche. Cependant, l'étude des relations et de la transcendance entre les niveaux micro- et macroscopique est une tendance actuelle de l'étude des systèmes complexes et plus particulièrement de l'approche des patrons dynamiques de coordination (voir le numéro hors-série 143 de *Sciences et Avenir*). Dans cette perspective, alors que les bases neurophysiologiques sous-tendant la contrainte neuromusculaire ont été largement étudiées (pour des revues, Swinnen et Wenderoth, 2004 ; Carson, 2005), la mise en évidence de la contrainte directionnelle dans les coordinations bimanuelles ainsi que ses bases neurophysiologiques ont été peu explorées et restent incertaines (pour des revues Debaere, Swinnen, Beatse, Sunaert, Van Hecke et Duysens, 2001 ; Debaere, Van Assche, Kiekens, Verschueren et Swinnen, 2001).

3.2. La coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles

Les travaux de Temprado et al. (2003) (voir aussi Serrien et al. 1999), suggèrent que, dans le plan sagittal, la contrainte neuromusculaire et la contrainte directionnelle contribuent conjointement à la stabilité des patrons bimanuels. Selon ces travaux, l'influence des contraintes directionnelles et neuromusculaires semble être modulée davantage par les plans de mouvement (musculaire en transversal versus directionnel en sagittal) que par des tâches différentes (coordinations bimanuelles versus coordinations ipsilatérales entre des membres non-homologues). Cependant, dans ces expériences, l'ensemble des conditions expérimentales ayant été réalisées à fréquence préférentielle, il est difficile de prétendre hiérarchiser ou classer le rôle joué par chacune de ces deux contraintes sur la dynamique des coordinations bimanuelles dans le plan de mouvement sagittal. La question se pose donc des contributions respectives des contraintes neuromusculaires et directionnelles à la dynamique des coordinations bimanuelles en fonction des conditions de réalisation. Plus spécifiquement, comme l'influence relative de ces contraintes semble dépendre à la fois du plan de mouvement et des membres impliqués (i.e. homologues ou non-homologues), nous avons d'abord étudié l'expression des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans l'émergence des patrons de coordination (i) dans les coordinations entre le poignet et la cheville et (ii) dans les coordinations bimanuelles.

La première question que nous avons posée était de savoir si le principe d'homologie musculaire observé dans les coordinations impliquant des membres homologues dans le plan transversal s'appliquait aux coordinations entre des membres non-homologues (comme le poignet et la cheville) réalisées dans le plan sagittal. Cette question a fait l'objet d'une expérience présentée au chapitre III.1.2 (Salesse, Temprado et Swinnen, 2005). Pour cela, nous avons utilisé des tâches de coordination rythmique bimanuelles et poignet-cheville, ou encore le paradigme classique d'oscillation de pendules (Kugler et Turvey, 1987). La stratégie expérimentale a consisté dans la manipulation séparée des contraintes neuromusculaires, directionnelles et du plan de mouvement. La nature des groupes musculaires activés simultanément (homologue ou non-homologue) et la direction du mouvement (isodirectionnel ou non-isodirectionnel) étaient manipulées de telle manière que les effets des contraintes neuromusculaires et directionnelles se renforcent ou s'opposent. L'hypothèse testée était que dans le plan de mouvement sagittal, réaliser des mouvements dans des directions identiques (isodirectionnel) ou opposées (non-isodirectionnel) devrait respectivement stabiliser ou déstabiliser les

coordinations rythmiques, en fonction des groupes musculaires activés simultanément (homologue ou non-homologue).

La seconde question était naturellement de savoir si le principe d'isodirectionnalité observé dans les coordinations impliquant des membres non-homologues et des mouvements dans le plan sagittal s'appliquait aux coordinations entre des membres homologues (coordinations bimanuelles) réalisées dans le plan sagittal. En particulier, il s'agissait de mieux comprendre le rôle du plan de mouvement dans l'association des contraintes neuromusculaire et directionnelle. Trois expériences ont été réalisées pour répondre à cette question. Elles sont présentées aux chapitres III.1.3, III.2 et III.3. Nous avons étudié dans chacune d'elles le rôle joué par les contraintes neuromusculaires et directionnelles sur la dynamique de ces coordinations. Nous avons étudié dans un premier temps le rôle joué par les contraintes neuromusculaires dans les coordinations entre la main et le pied réputées dépendantes de la direction (Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Swinnen, 2002 pour une revue). Nous avons ensuite étudié le rôle joué par les contraintes directionnelles dans les coordinations bimanuelles réputées dépendantes de la contrainte neuromusculaire. A la suite de ce premier chapitre expérimental, notre problématique et nos hypothèses ont été revues et élargies. Nous présentons dès lors une nouvelle expérience de coordination bimanuelle, dans laquelle la symétrie des mouvements a été contrôlée, et qui débouche sur de nouveaux enjeux théoriques.

3.3. Effets des contraintes neuromusculaires et directionnelles sur la précision et la stabilité des coordinations

Dans la perspective de la coalition des contraintes, plusieurs travaux suggèrent que les différentes contraintes influencent mutuellement la stabilité des coordinations. Les résultats obtenus par Park, Collins et Turvey (2001) avec le paradigme des pendules manuels offrent un point de vue différent. Dans ce type de tâche, lorsque les coordinations bimanuelles sont réalisées dans le plan sagittal, les contraintes neuromusculaires et directionnelles se renforcent mutuellement alors que dans le plan de mouvement coronal (Figure 32), les contraintes neuromusculaires et directionnelles s'opposent. En effet, dans le plan de mouvement sagittal, les patrons de coordination les plus stables sont caractérisés par des mouvements isodirectionnels résultant de l'activation simultanée des muscles homologues alors que dans le plan de mouvement coronal, les patrons de coordination les plus stables correspondent à une activation simultanée des muscles homologues impliquant un mouvement dans des directions opposées. A partir de l'équation décrivant les coordinations inter-segmentaires dérivée du modèle HKB,

$$\dot{\Phi} = \delta - a \sin \Phi - 2b \sin 2\Phi + \sqrt{Q\xi_i}$$

(où Φ est la phase relative entre les mains, $\sqrt{Q\xi_t}$ est l'expression des fluctuations et δ correspond au décalage de la phase hors de ses valeurs d'origine à 0° et 180°), Park, Collins et Turvey (2001) prédisent qu'une augmentation de δ affecte davantage le décalage de phase des patrons proches de 180° que ceux proches de 0° . De plus, l'augmentation du décalage de phase s'accompagne d'une augmentation de la variabilité d'autant plus grande que le décalage est important. Park, Collins et Turvey (2001) ont proposé que lorsque les principes d'homologie musculaire et directionnelle s'opposent, la direction du mouvement doit affecter le décalage de la phase relative alors que le couplage neuromusculaire doit affecter la stabilité de la phase relative. En d'autres termes, ils suggèrent que les contraintes neuromusculaires et directionnelles affectent toutes deux la dynamique des coordinations bimanuelles mais de manière dissociée puisque chaque contrainte n'affecterait qu'une partie de cette dynamique.

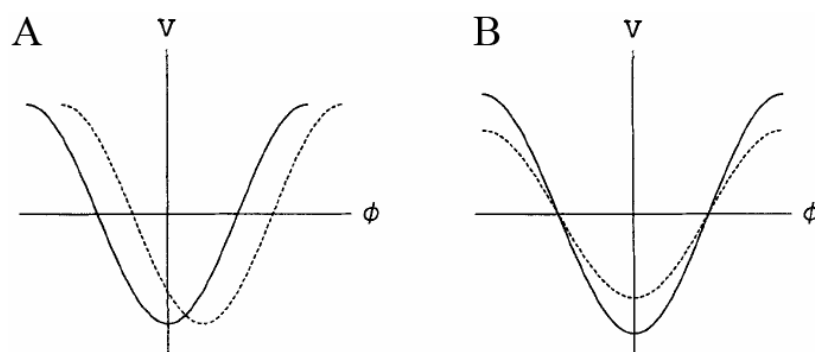


Figure 21: Représentation des hypothèses de Park, Collins et Turvey, 2001 sur une fonction potentiel avec A) Changement de la localisation du patron de coordination sans changement de sa force (effet attendu de la direction du mouvement), B) Changement de la force du patron de coordination sans changement de sa localisation (effet attendu de l'activation neuromusculaire).

Park, Collins et Turvey (2001) ont testé cette hypothèse dans une tâche de coordination de pendules manuels dans le plan coronal (puisque les principes d'homologie musculaire et d'isodirectionnalité s'opposent) (Figure 22).

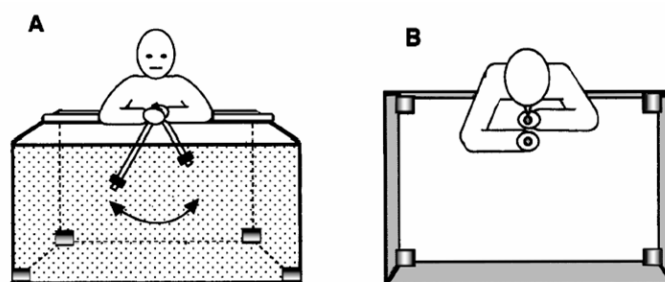


Figure 22 : Vue de Face (A) et de dessus (B) du dispositif expérimental utilisé par Park, Collins et Turvey (2001)

Les résultats de cette étude montrent que conformément à leur hypothèse, les contraintes neuromusculaires et directionnelles semblent avoir des effets dissociés respectivement sur la stabilité et la précision des coordinations bimanuelles lorsque celles-ci sont réalisées dans le plan para-coronal. Une des limites de l'étude de Park, Collons et Turvey (2001) est qu'elle repose sur la comparaison avec des résultats obtenus dans des plans de mouvement différents (e.g. Sternad, Amazeen et Turvey, 1996 ; Treffner et Turvey, 1995, 1996). Pour compléter l'étude de Park, Collins et Turvey (2001) nous avons réalisé une expérience au cours de laquelle nous avons croisé les contraintes spatiales et neuromusculaires dans le même plan, en utilisant le paradigme des pendules manuels. Nous avons ainsi étudié le rôle joué par ces deux contraintes dans les coordinations de pendules manuels pour lesquelles les effets des contraintes neuromusculaires et directionnelles pourraient s'exercer respectivement sur la stabilité et la localisation des attracteurs (Park, Collins et Turvey, 2001). Il s'agissait de savoir si les contraintes neuromusculaires et les contraintes directionnelles affectaient les mêmes aspects de la dynamique des coordinations ou des aspects différents (i.e. stabilité et précision respectivement). Cette question qui est issue des travaux réalisés par Park, Collins et Turvey (2001) a été traitée au cours d'une expérience réalisée avec le paradigme des pendules manuels (Temprado, Salesse et Summers, sous presse). Cette expérience est présentée au chapitre III.3.

Enfin, nous nous sommes interrogés sur le rôle que pouvaient jouer la présence ou l'absence d'informations visuelles sur l'expression des contraintes spatiales et particulièrement directionnelles. Les résultats des travaux réalisés sur cette question sont présentés aux chapitres IV et V (Salesse et Temprado, 2005 ; Salesse, Temprado et Swinnen, 2005).

CHAPITRE II : CADRE METHODOLOGIQUE GENERAL

1. Analyse des contraintes dues aux facteurs neuromusculaires, directionnels et de posture

La stratégie expérimentale suivie au cours de ce travail de thèse consistait à tester systématiquement les effets dus à la contrainte neuromusculaire et ceux dus à la contrainte directionnelle en modifiant la posture d'un des avant-bras. En effet, quel que soit le type de coordination réalisé (Poignet-Cheville ou Bimanuel), lorsque l'avant-bras était placé en posture de pronation, un mouvement réalisé de manière isodirectionnelle impliquait nécessairement l'activation simultanée des muscles homologues (dans le cas du bimanuel) ou isofonctionnels (dans le cas du poignet-cheville). En revanche, un mouvement non-isodirectionnel impliquait l'activation des muscles non-homologues ou non-isofonctionnels (cela dépend de la tâche). Toutefois, lorsque l'avant-bras était placé en supination, la direction du mouvement et les activations musculaires responsables de ce mouvement étaient croisées par rapport à l'autre posture. En effet, un mouvement isodirectionnel impliquait l'activation simultanée des muscles non-homologues ou non-isofonctionnels alors qu'un mouvement non-isodirectionnel impliquait l'activation simultanée des muscles homologues ou isofonctionnels (Tableau 1). Dans la mesure où notre stratégie expérimentale consiste à tester systématiquement les effets de l'activation musculaire (Homologue/Non-Homologue) et de la direction du déplacement des membres (Isodirectionnel ou Non-isodirectionnel) en modifiant la posture des avant-bras (Similaire ou Dissimilaire), nous devons être en mesure de savoir si les effets de l'activation musculaire, de la direction, ou de leur interaction ne sont pas dus à la modification de la posture des avant-bras. En effet dans le plan de mouvement sagittal, une activation des muscles homologues provoquant un mouvement isodirectionnel nécessite une posture similaire des membres. Si cette activation musculaire produit un mouvement non-isodirectionnel, les membres sont dans des postures dissimilaires. En revanche si l'activation neuromusculaire est non-homologue, un mouvement isodirectionnel est obtenu si les membres sont dans des postures dissimilaires et un mouvement non-isodirectionnel si les membres sont dans des postures dissimilaires (Tableau 1).


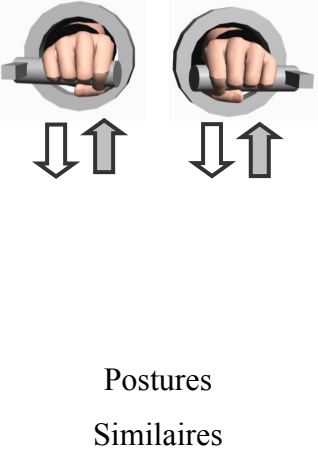
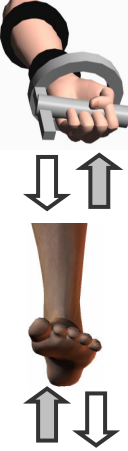
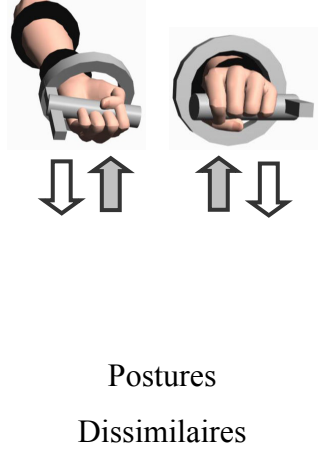
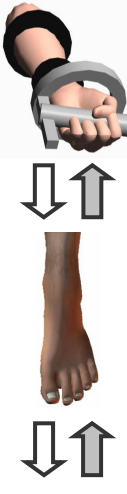
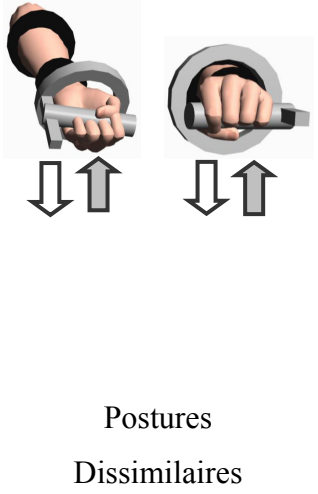

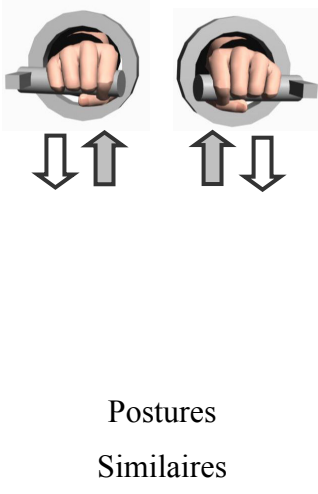
	Isodirectionnel		Non-isodirectionnel	
Activation Musculaire Homologue		 Postures Similaires		 Postures Dissimilaires
Activation Musculaire Non- Homologue		 Postures Dissimilaires		 Postures Similaires

Tableau 1 : Illustration du croisement des contraintes neuromusculaires (homologue / non-homologue), directionnelles (isodirectionnel / non-isodirectionnel) et posturales (posture similaire / dissimilaire) dans les coordinations entre le poignet et la cheville ou dans les coordinations bimanuelles.

Nous proposons dans cette partie de détailler les méthodes statistiques que nous avons utilisées pour répondre à cette question.

Afin de tester les effets principaux de l'activation musculaire et de la direction ou les effets de leur interaction, nous avons réalisé des analyses de variance (ANOVA) du type 2 (Facteur A) x 2 (Facteur B) x X (autre facteur). Généralement, le Facteur A correspondait à l'activation musculaire (Homologue ou non-Homologue) et le Facteur B à la direction du mouvement (Isodirectionnel ou non-Isodirectionnel) ou à la posture des avant-bras (Similaire ou Dissimilaire).

1.1. Rappels et démonstrations statistiques

Dans nos expériences, les Facteurs A et B n'ont que 2 modalités (Homologue/non-Homologue ; Isodirectionnel/non-Isodirectionnel ; ou Similaire/Dissimilaire).

Ainsi :

		Facteur B		A (Résumé)
		B1	B2	
Facteur A	A1	\bar{X}_{jk}	\bar{X}_{jq}	$\bar{X}_{j.}$
	A2	\bar{X}_{pk}	\bar{X}_{pq}	$\bar{X}_{p.}$
B (Résumé)		$\bar{X}_{.k}$	$\bar{X}_{.q}$	$\bar{X}_{..}$

Tableau 2: Moyenne des Facteurs

Avec : Facteur A de j à p et Facteur B de k à q

Pour le Facteur A :
$$SS_A = nq \sum_{j=1}^p (\bar{X}_{j.} - \bar{X}_{..})^2 ;$$

Pour le Facteur B :
$$SS_B = np \sum_{k=1}^q (\bar{X}_{.k} - \bar{X}_{..})^2$$

Pour l'interaction AB :
$$SS_{A \times B} = n \sum_{j=1}^p \sum_{k=1}^q (\bar{X}_{jk} - \bar{X}_{j.} - \bar{X}_{.k} + \bar{X}_{..})^2$$

Or dans nos expériences, la manipulation de l'activation musculaire, de la direction du mouvement et de la posture des avant-bras nous permet de réaliser le tableau suivant. Considérons que l'activation musculaire est le facteur A avec deux modalités A1 (Homologue) et A2 (non-Homologue), que la direction du mouvement est le facteur B avec deux modalités B1 (Isodirectionnel) et B2 (non-Isodirectionnel) et enfin que la posture des avant-bras est le facteur C avec deux modalités C1 (Similaire) et C2 (Dissimilaire) ; on a alors :

	B1	B2
A1	C1	C2
A2	C2	C1

Tableau 3: Résumé des facteurs A, B et C.

A partir du Tableau 3, nous pouvons déduire que l'effet du facteur C peut se calculer à l'aide de la somme des carrés suivante :

$$SS_C = n \sum_{j=1}^p \sum_{k=1}^q (\bar{X}_{jk} - \bar{X}_{j.} - \bar{X}_{.k} + \bar{X}_{..})^2 = SS_{A \times B}$$

En d'autres termes, tout effet significatif de l'interaction entre le Facteur A (2 modalités) et le Facteur B (2 modalités) correspond à un effet principal significatif du Facteur C (2 modalités) dont les valeurs correspondent aux valeurs croisées des Facteurs A et B.

1.2. Interprétation des résultats

Dans la mesure où toute interaction significative des Facteurs A et B correspond à un effet principal du Facteur C (non testé explicitement par l'ANOVA 2 (A) x 2 (B)), nous devons nous interroger si l'effet d'interaction AxB correspond à une modification du Facteur A en fonction du Facteur B ou s'il s'agit simplement d'un effet du Facteur C. Par exemple, si nous observons un effet d'interaction entre l'activation musculaire et la direction du mouvement, s'agit-il d'une modification des effets de l'activation musculaire en fonction de la direction du mouvement (et vice versa) ou simplement d'un effet de la posture des avant-bras ?

Afin de répondre à cette question, nous allons énumérer et expliquer l'ensemble des huit possibilités d'organisation des résultats significatifs d'une ANOVA du type 2x2. Nous ne discuterons cependant que les cas 5 à 8, c'est-à-dire ceux pour lesquels une interaction des facteurs A et B est observée. En effet, ce n'est que dans le cas d'une interaction que l'ambiguïté d'interprétation entre l'interaction AxB et l'effet simple du Facteur C se pose.

Cas n°1 :

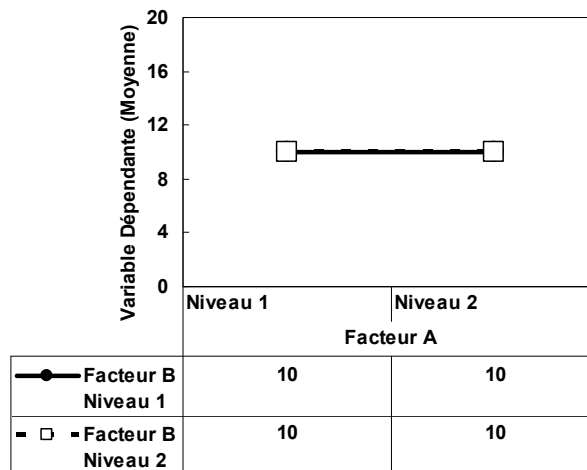


Figure 23: cas numéro 1

Pas d'effet principal du Facteur A

Pas d'effet principal du Facteur B

Pas d'effet d'interaction

Cas n°2 :

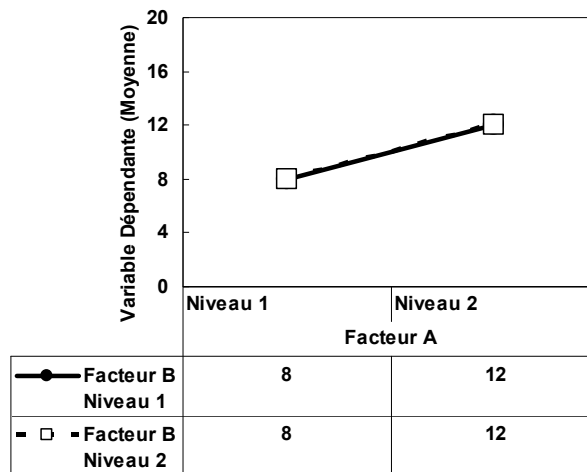


Figure 24 : Cas numéro 2

Un effet principal du Facteur A

Pas d'effet principal du Facteur B

Pas d'effet d'interaction

Cas n°3 :

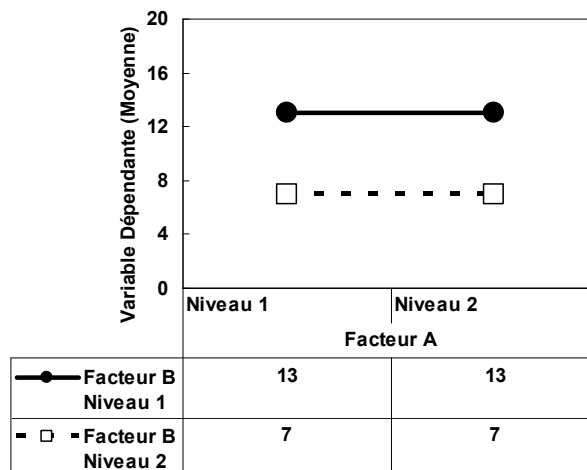


Figure 25 : Cas numéro 3

Pas d'effet principal du Facteur A

Un effet principal du Facteur B

Pas d'effet d'interaction

Cas n°4 :

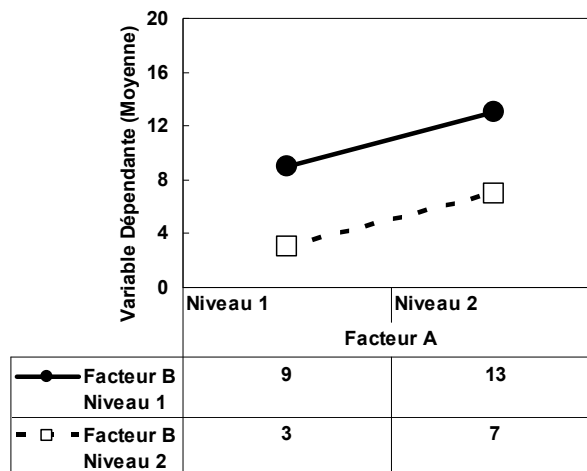


Figure 26 : Cas numéro 4

Un effet principal du Facteur A

Un effet principal du Facteur B

Pas d'effet d'interaction

Cas n°5 :

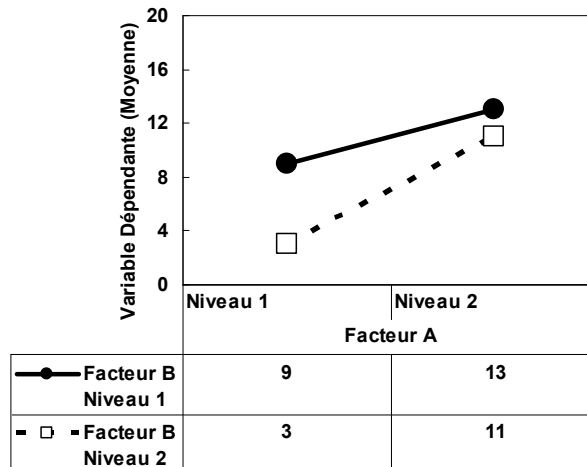


Figure 27 : Cas numéro 5

Un effet principal du Facteur A

Un effet principal du Facteur B

Un effet d'interaction

Dans ce cas, nous avons un effet simple de chacun des deux facteurs ainsi qu'un effet d'interaction indiquant que les facteurs se renforcent ou s'inhibent mutuellement. Il n'est donc pas nécessaire de faire appel au facteur C pour expliquer les résultats obtenus.

Cas n°6 :

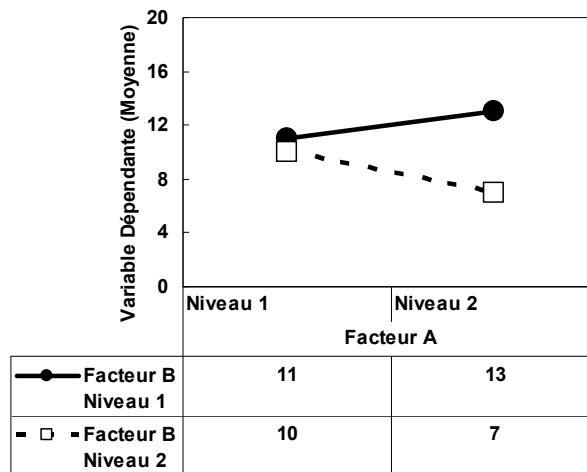


Figure 28 : Cas numéro 6

Pas d'effet principal du Facteur A

Un effet principal du Facteur B

Un effet d'interaction

Dans ce cas, nous avons un effet principal du Facteur B et de l'interaction AxB. Cela signifie que l'effet principal du Facteur B dépend de la modalité du facteur A. Il n'est donc pas nécessaire de faire appel au Facteur C pour expliquer cette interaction AxB.

Cas n°7 :

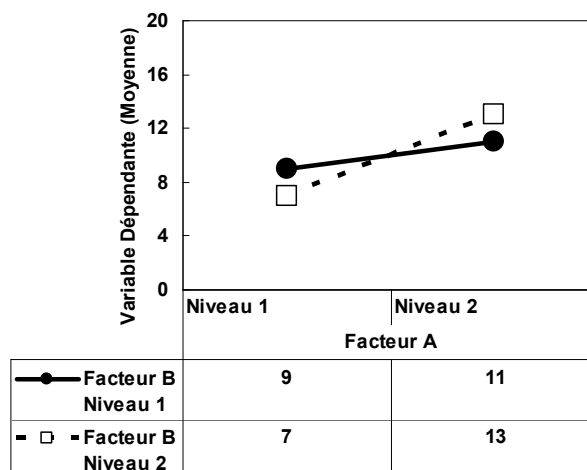


Figure 29 : Cas numéro 7

Un effet principal du Facteur A

Pas d'effet principal du Facteur B

Un effet d'interaction

Dans ce cas, comme dans le cas précédent, nous avons un seul effet principal, ici attribué au Facteur A et une interaction significative AxB. Cela signifie que l'effet principal du Facteur A dépend de la modalité du facteur B. Il n'est donc pas nécessaire de faire appel au Facteur C pour expliquer cette interaction AxB.

Cas n°8 :

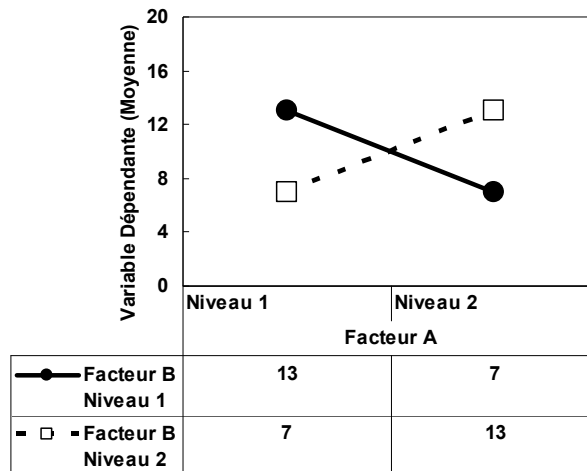


Figure 30 : Cas numéro 8

Pas d'effet principal du Facteur A

Pas d'effet principal du Facteur B

Un effet d'interaction

Ce cas est très particulier car nous sommes en présence d'une interaction entre les facteurs A et B sans qu'il n'y ait d'effet principal d'aucun de ces facteurs. Cela signifie que les moyennes de la variable dépendante dépendent à la fois du Facteur A en fonction du Facteur B et vice et versa. Dans ce cas bien particulier, nous pouvons attribuer l'interaction AxB au Facteur C.

1.3. Conclusion

La question posée est de savoir comment interpréter les résultats de nos analyses lorsque nous croisons les variables indépendantes suivantes : l'activation musculaire, la direction du mouvement et la posture des avant-bras. En d'autres termes, dans la mesure où la répartition balancée des modalités de deux de ces variables indépendantes correspond au croisement

de la troisième variable, comment savoir si les effets observés dépendent des deux variables indépendantes testées au cours de l'ANOVA 2x2 ou bien de la troisième variable non testée. Par exemple, si l'on teste les effets de l'activation musculaire et de la direction du mouvement (en modifiant la posture de l'avant-bras), comment pouvons-nous être sûrs que les effets observés ne sont pas dus justement à la modification de la posture de l'avant-bras ?

Outre les précautions méthodologiques que nous avons prises pour éviter ce problème, la démonstration statistique présentée ci-dessus permet également de résoudre ce problème. Tout d'abord, cette question ne se pose que si nous sommes en présence d'une interaction significative entre les deux facteurs testés. Quatre cas présentant une interaction significative sont possibles (cas 5 à 8). Soit nous sommes en présence d'un effet principal significatif de chacun des deux facteurs, soit nous sommes en présence d'un effet principal significatif d'un seul des deux facteurs, soit enfin, nous sommes en présence d'aucun effet principal significatif. De ces quatre cas, seul le dernier nous permet d'affirmer que l'effet d'interaction entre les facteurs A et B doit être imputé au Facteur C non testé. En d'autres termes, nous pouvons dire, pour reprendre l'exemple décrit en introduction de cette partie, que l'interaction entre l'activation musculaire et la direction du mouvement correspond à un effet de la modification de la posture de l'avant-bras si et seulement si aucun effet principal significatif ni de l'activation musculaire, ni de la direction du mouvement n'est observé au cours de l'ANOVA.

2. Les paradigmes d'étude des coordinations inter-segmentaires

Dans nos travaux, trois paradigmes expérimentaux ont été utilisés pour tester l'influence des contraintes neuromusculaires et spatiales sur la dynamique des coordinations : (1) le paradigme des coordinations bimanuelles, (2) le paradigme des coordinations entre le poignet et la cheville et (3) le paradigme des pendules manuels (Figure 31). De plus afin de tester le rôle joué par la perception visuelle du déplacement des membres (hypothèses présentées en deuxième partie), nous avons utilisé le paradigme d'incongruence visuo-motrice.

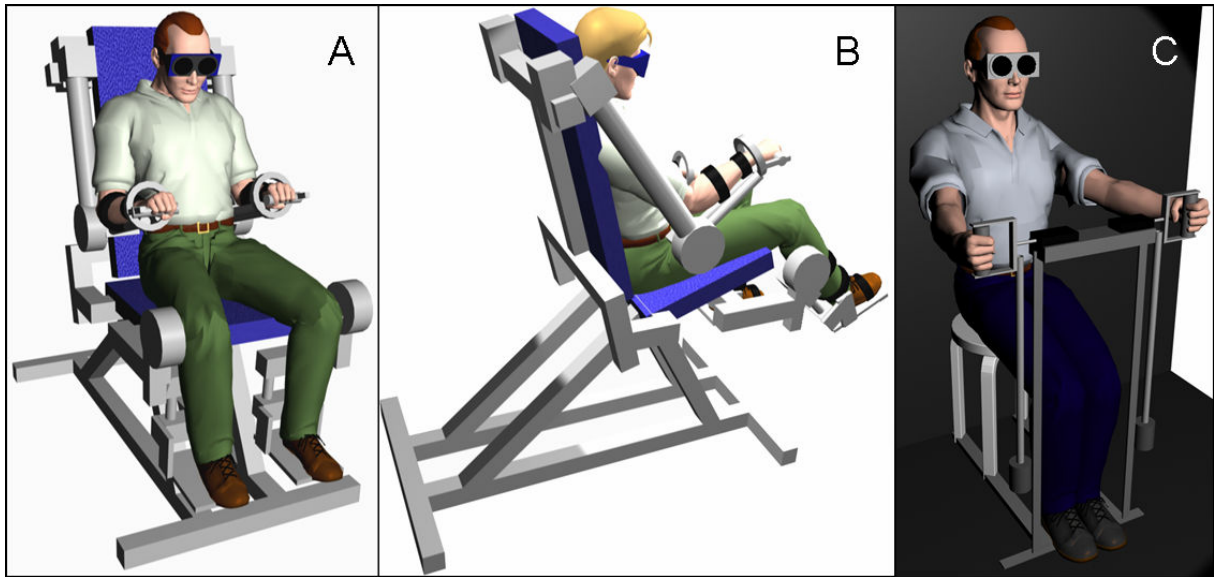


Figure 31 : Dispositifs expérimentaux utilisés (A) pour les coordinations bimanuelles, (B) les coordinations entre le poignet et la cheville et (C) les coordinations de pendules manuels.

2.1. Le paradigme des coordinations bimanuelles

La tâche proposée consistait dans la réalisation d'oscillations rythmiques des mains résultant des mouvements de flexion et d'extension des poignets. Suivant les expériences, les oscillations étaient réalisées dans différents plans de mouvement (transversal, sagittal ou intermédiaire). En imaginant que l'on se trouve dans un espace cubique, le plan de mouvement transversal correspond au plan parallèle au sol ou au plafond, le plan de mouvement frontal ou coronal correspond au plan parallèle au mur situé en face ou derrière nous et le plan de mouvement sagittal correspond au plan parallèle aux murs situés à côté de nous (Serrien et al., 1999) (Figure 32).

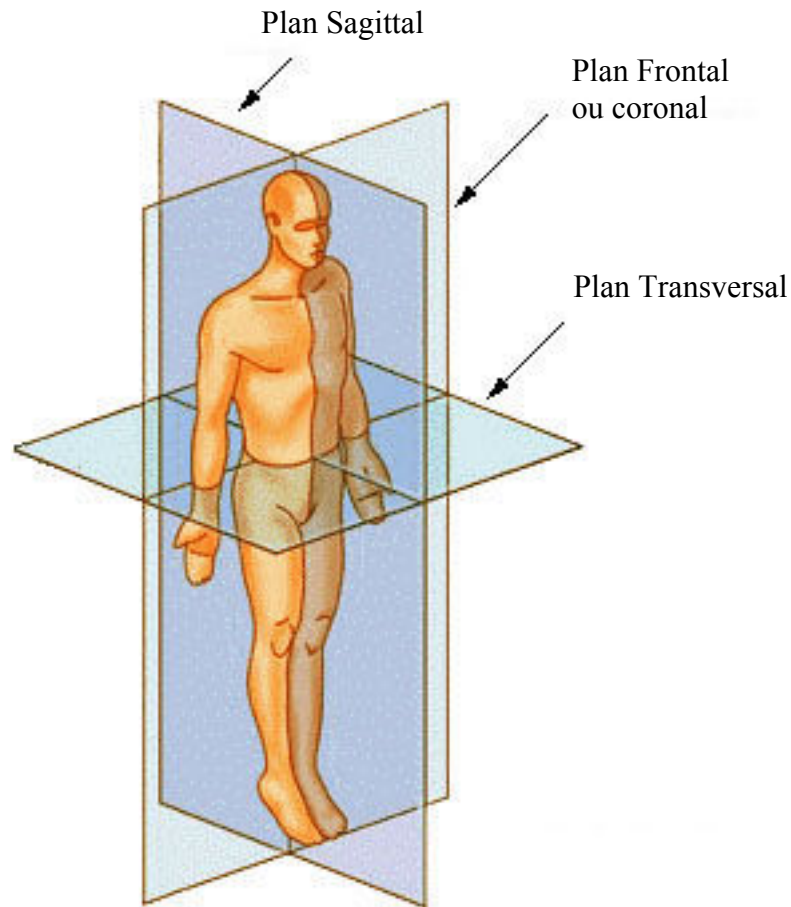


Figure 32 : Illustration des différents plans de mouvement

Dans le plan sagittal, en modifiant la position d'un des avant-bras, il est possible de changer la direction relative du mouvement des membres dans l'espace tout en conservant le même patron d'activation musculaire¹³ (Tableau 1). C'est la stratégie que nous avons adoptée pour étudier l'interaction entre les contraintes neuromusculaires et directionnelles (III.1.2).

¹³ Dans une tâche de coordination bimanuelle similaire réalisée dans le plan de mouvement sagittal, Temprado et al. (2003) n'ont pas observé de différence significative de stabilité entre les mouvements réalisés avec les avant-bras en pronation et ceux réalisés avec les avant-bras en supination.

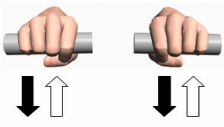
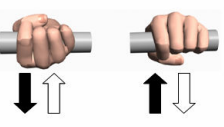
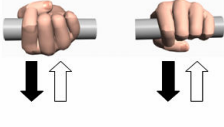
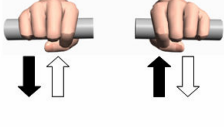
	Isodirectionnel	Non-isodirectionnel
Homologue		
Non-homologue		

Tableau 4 : Illustration des patrons d'activation neuromusculaires et directionnels et leur position correspondante.

Les sujets étaient assis sur une chaise multiarticulée spécialement conçue pour l'étude des coordinations multi-segmentaires (Coordinator) (Figure 33). Les membres supérieurs étaient fixés par du Velcro® de manière à empêcher tout autre mouvement que ceux des mains. Les avant-bras étaient maintenus dans une position prédéfinie par rapport au bras à l'aide d'électroaimants (autour de 90°). La chaise (assise et dossier) faisait un angle prédéfini (30°) en tangage avec la verticale gravitaire. Les participants tenaient une poignée dans chaque main. L'axe de rotation de chaque poignée était aligné avec l'articulation des poignets. L'amplitude maximale du mouvement permise pour chaque poignée était de 160° ($\pm 80^\circ$ par rapport à l'alignement de l'avant-bras). Cette large amplitude permettait aux sujets de produire librement des mouvements de flexion et d'extension (Figure 33).

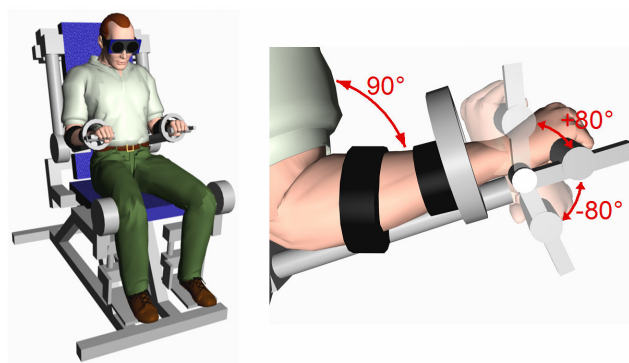


Figure 33 : Représentation du dispositif utilisé pour l'étude des coordinations bimanuelles à gauche et vue détaillée de la posture du bras, de l'avant-bras et de la main à droite

Le mouvement des mains était mesuré à l'aide de potentiomètres linéaires ou de codeurs optiques à incrémentation dont l'axe de rotation coïncidait avec l'axe de rotation de chaque poignée. Le mouvement des mains était rythmé par un métronome auditif délivré par un buzzer (signal carré de 0,05 s à 3,3 kHz) placé en face des sujets.

2.2. Le paradigme des coordinations entre le poignet et la cheville

Il s'agissait pour les sujets de réaliser une tâche de coordination (côté droit) entre les mouvements rythmiques du poignet et de la cheville.



Figure 34 : Dispositif expérimental utilisé pour l'étude des coordinations entre le poignet et la cheville

Comme pour les coordinations bimanuelles, la manipulation de la position de l'avant-bras (en pronation ou en supination) permettait de manipuler indépendamment les contraintes neuromusculaires et directionnelles.

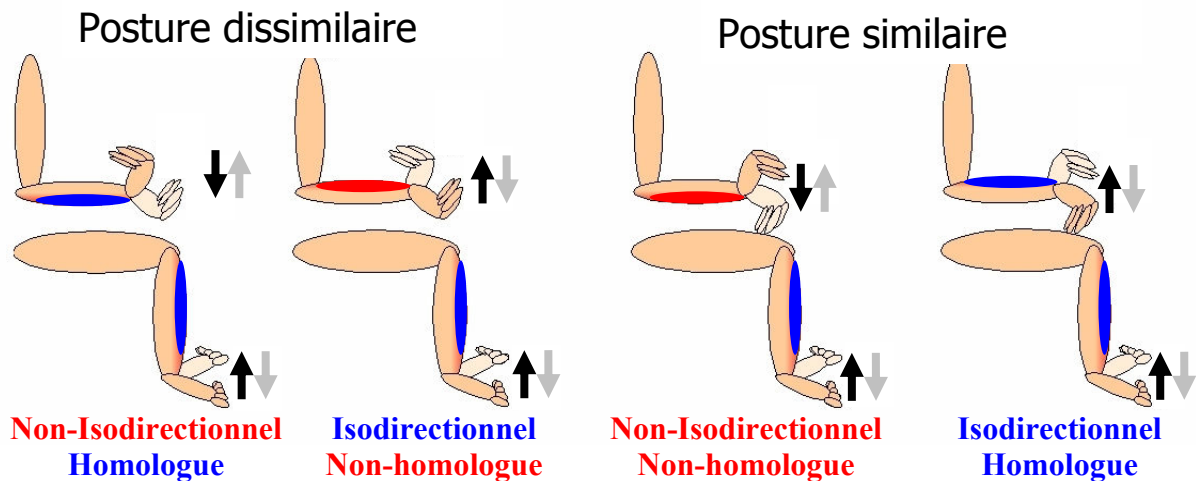


Figure 35 : Croisement des contraintes neuromusculaires (homologue / non-homologue) et directionnelles (isodirectionnel / non-isodirectionnel) en fonction de la posture des avant-bras (similaire / dissimilaire) dans le paradigme de coordination entre le poignet et la cheville.

Les sujets étaient assis sur la chaise multiarticulée dédiée à l'étude des coordinations motrices (Coordinator) (Figure 34). L'avant-bras droit des participants formait un angle prédéfini (autour de 45°) par rapport à l'horizontale. Ils tenaient dans leur main une poignée ajustée par l'expérimentateur de manière à aligner son axe de rotation avec celui du poignet. Le

pied droit était attaché à une pédale en aluminium dont l'axe de rotation était aligné avec l'axe de rotation de la cheville. Le déplacement angulaire de la poignée et de la pédale dans le plan sagittal était de 160°, assurant un mouvement libre de toute contrainte mécanique due au dispositif. Les potentiomètres linéaires ou les codeurs optiques à incrémentation étaient alignés sur l'axe de rotation de la poignée et de la pédale. Les mouvements des participants étaient rythmés par un métronome auditif (signal carré de 0,05 s à 3,3 kHz).

2.3. Le paradigme de coordination des pendules manuels

Ce dispositif est inspiré de celui utilisé par Park, Collins et Turvey (2001) (Figure 36). Il est constitué de deux pendules dont la longueur et la masse peuvent être ajustées. Il permettait de manipuler la fréquence d'oscillation en faisant varier la hauteur de la masse additionnelle du pendule. A partir des caractéristiques mécaniques de notre dispositif et de la formule suivante (Kugler & Turvey, 1987) :

$$F = \frac{1}{a \times \sqrt{\frac{b + c \times x^2}{d + e \times x}}},$$

(où a, b, c, d et e sont des paramètres calculés en fonction des caractéristiques mécaniques des pendules) nous avons estimé la fréquence du pendule virtuel composé (assemblage des deux pendules) à l'aide de la formule suivante :

$$F = \frac{1}{1,111975 \times \sqrt{\frac{0,5527 + 21,3183 \times x^2}{0,3767 + 5,974 \times x}}},$$

(nous avons déduit la distance x nécessaire entre la masse coulissante et le centre de rotation pour obtenir un pendule caractérisé par une fréquence propre de 0.69 Hz.). Chaque poignée était prolongée vers le bas par une tige en aluminium de 0,515m, le long de laquelle était placée une bague coulissante en plomb d'une masse de 0,2 Kg. Au cours de nos expériences, nous avons utilisé un pendule dont la masse était placée à 0,435m de l'axe de rotation et sa fréquence propre d'oscillation était de 0,69 Hz (4,33 rad.s⁻¹). La fréquence propre du couple de pendules (considéré comme un seul système pendulaire virtuel) était de 0,69 Hz.



Figure 36 : Dispositif expérimental utilisé pour les coordinations de pendules manuels

Le déplacement angulaire des pendules était libre sur un intervalle de $\pm 180^\circ$ par rapport à la verticale, permettant une abduction et une adduction complètes et libres des poignets. Les sorties linéaires des potentiomètres étaient échantillonnées à 120 Hz.

Les sujets étaient assis sur un tabouret, le dos plaqué contre un mur afin d'éviter tout mouvement de compensation des épaules ou du tronc. Les membres supérieurs étaient placés parallèlement l'un par rapport à l'autre. Les coudes étaient légèrement fléchis (150°). Les sujets devaient saisir dans leurs mains (avec les doigts fermés) des poignées rotatives leur permettant de réaliser des mouvements d'adduction et d'abduction des poignets faisant osciller la paire de pendules. L'axe de rotation de chaque pendule était situé au milieu de la poignée, c'est-à-dire entre le troisième et le quatrième métacarpien (Figure 37).

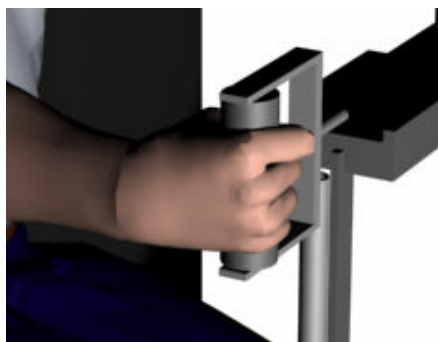


Figure 37 : Détail de la position de la main droite par rapport au pendule

Comme pour les coordinations bimanuelles, la manipulation de la position de l'avant-bras (en pronation ou en supination) permettait de manipuler indépendamment les contraintes neuromusculaires et directionnelles.

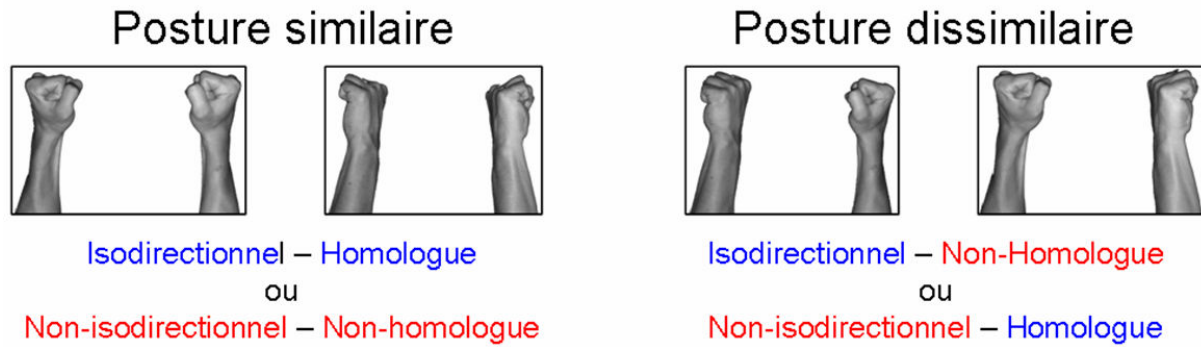


Figure 38 : Illustration des différentes postures des avant-bras (similaire / dissimilaire) utilisées dans le paradigme des coordinations de pendules ainsi que des patrons neuromusculaires (homologue / non-homologue) et directionnels (isodirectionnel / non-isodirectionnel) associés. Un mouvement isodirectionnel était caractérisé par un déplacement simultané des deux pendules d'avant en arrière alors qu'un déplacement non-isodirectionnel était caractérisé par un déplacement d'un pendule vers l'avant pendant que l'autre se déplaçait vers l'arrière et inversement.

2.4. Le paradigme d'incongruence

Les sujets étaient placés dans le dispositif expérimental *Coordinator* (détaillé dans le second chapitre de la première partie) face à un écran d'ordinateur permettant de représenter le déplacement des membres à l'aide de deux points placés l'un au-dessus de l'autre. Ce dispositif expérimental permettait de décorrélérer la direction du point représenté à l'écran de la direction effective du déplacement des membres. Les signaux analogiques acquis sur un ordinateur dédié à cette tâche à l'aide du système d'acquisition en temps réel (présenté ci-après) étaient transmis par câble analogique à un autre ordinateur dédié à l'affichage en temps réel (dispositif de réalité virtuelle présenté ci-après). Cette configuration permettait de générer un affichage spécifique à l'expérimentation en cours. Dans le cas du paradigme d'incongruence, les données signées acquises étaient inversées de telle manière qu'un déplacement d'un membre vers le haut caractérisé par des signaux croissants pouvait être représenté par un déplacement de l'affichage vers le bas caractérisé par des signaux décroissants. Les informations visuelles étaient présentées sur l'écran à l'aide de deux points blancs (0,01 m de diamètre), projetés sur un fond noir, représentant la trajectoire instantanée de chacun des membres. L'amplitude verticale maximale de chaque point était de 0,14 m. Le délai entre le mouvement effectivement réalisé et son affichage à l'écran était inférieur à 0,01 s. Dans le cas d'une vision congruente, le sens de déplacement des points était identique à celui des membres. Dans le cas d'une vision incongruente, le sens de déplacement d'un des points était inversé par rapport à celui du membre correspondant.

3. Les systèmes d'acquisition du signal et de réalité virtuelle

3.1. Le système d'acquisition en temps réel (Keithley-Docometre)

Les données issues des potentiomètres ou des codeurs optiques à incrémentation étaient échantillonnées grâce au système d'acquisition en temps réel de marque Keithley, ce dispositif piloté à l'aide du logiciel libre DOCoMETRe (CeCILL) permettait d'accéder immédiatement à l'ensemble des données enregistrées. La fréquence d'échantillonnage utilisée au cours de nos différentes expériences était de 120 Hz ou de 200 Hz pour l'acquisition des signaux analogiques (potentiométriques) et de 5000 Hz pour l'acquisition des signaux numériques (optiques).

3.2. Le dispositif expérimental de réalité virtuelle *Keithley & I.C.E.*

Nous avons utilisé un dispositif expérimental permettant de représenter en temps réel (délai de 0,008s en moyenne) n'importe quel type d'affichage 2D ou 3D associé au mouvement des sujets ou de tout autre objet. Ce dispositif expérimental était composé d'une interface visuelle (écran géant de 2m x 2m ou écran plat de 0,4m x 0,32m) pilotée à l'aide d'un ordinateur dédié à l'affichage en temps réel de la scène virtuelle et d'une interface comportementale (le *Coordinator*) pilotée à l'aide d'un ordinateur dédié à l'acquisition et au traitement des données potentiométriques ou optiques en temps réel. Ces deux ordinateurs étaient reliés entre eux afin d'assurer le fonctionnement en temps réel de la boucle acquisition-traitement-affichage. L'acquisition et le stockage des signaux potentiométriques étaient effectués dans certaines de nos expériences à l'aide du logiciel ICE (Imagine Create and Experiment) à une fréquence d'échantillonnage de 200Hz.

4. Variables indépendantes et procédures

4.1. Variables indépendantes

Afin de tester les hypothèses relatives à l'interaction entre les contraintes neuromusculaires et directionnelles, nous avons manipulé les variables indépendantes suivantes : (1) la direction relative du mouvement des membres (isodirectionnel ou non-isodirectionnel), (2) le type de groupes musculaires activés simultanément (homologue ou non-homologue), et (3) la fréquence d'oscillation des mouvements.

4.1.1. Direction relative des mouvements

La direction relative des mouvements était manipulée en demandant aux sujets de réaliser des mouvements isodirectionnels (les deux segments se déplacent simultanément dans la même direction par rapport à un référentiel externe au sujet) ou des mouvements non-isodirectionnels (les deux segments se déplacent simultanément dans des directions opposées par rapport à un référentiel externe au sujet). Cette variable a été appelée *Direction* dans les analyses.

4.1.2. Activation musculaire

Le type d'activation musculaire était manipulé en demandant aux sujets de produire une activation simultanée des groupes musculaires homologues ou des groupes musculaires non-homologues. Pour les coordinations bimanuelles, une activation simultanée des muscles homologues correspondait à une activation simultanée des muscles des fléchisseurs des poignets puis à une activation simultanée des muscles extenseurs des poignets. En revanche, une activation simultanée des muscles non-homologues correspondait à l'activation simultanée des muscles fléchisseurs d'un poignet avec les muscles extenseurs de l'autre poignet et inversement. Pour les coordinations de pendules, une activation simultanée des muscles homologues correspondait à l'activation simultanée des muscles adducteurs des poignets puis à une activation simultanée des muscles abducteurs des poignets. En revanche, une activation simultanée des muscles non-homologues correspondait à l'activation simultanée des muscles adducteurs d'un poignet avec les muscles abducteurs de l'autre poignet et inversement.

Dans le cas des coordinations bimanuelles ou des coordinations de pendules, les sujets devaient tenir les poignées soit avec les deux avant-bras en position similaire, soit avec un avant-bras en pronation et le deuxième en supination. Lorsque les deux avant-bras étaient en position similaire, le patron isodirectionnel nécessitait l'activation simultanée des muscles homologues alors que le patron non-isodirectionnel nécessitait l'activation simultanée des muscles non-homologues. Quand les avant-bras étaient placés dans des positions dissimilaires (un avant-bras en pronation et le second en supination), le patron isodirectionnel nécessitait l'activation simultanée des muscles non-homologues alors que le patron non-isodirectionnel nécessitait l'activation simultanée des muscles homologues. Pour les conditions dans lesquelles la position des avant-bras était dissimilaire (pronation et supination), la moitié des essais était réalisée avec l'avant-bras droit en supination et l'autre moitié avec l'avant bras gauche en supination.

Dans le cas des coordinations entre le poignet et la cheville, les sujets devaient réaliser des mouvements simultanés de flexion et d'extension de la main et du pied droits. Ce type de coordinations est particulier dans la mesure où les muscles responsables des mouvements de flexion et d'extension de cheville et du poignet ne sont pas anatomiquement homologues. En revanche, les travaux de Carson et Riek (1998) ont montré que l'activation simultanée des muscles homologues dans les coordinations entre des membres de même nature correspondait à l'activation simultanée des groupes musculaires ayant la même origine phylogénétique en terme de muscles antigravitaires. Nous parlerons dès lors d'activation simultanée des muscles isofonctionnels lors de la production de mouvements impliquant la flexion du poignet avec la flexion plantaire de la cheville ou l'extension du poignet avec la flexion dorsale de la cheville. Inversement, nous emploierons le terme d'activation simultanée des muscles non-isofonctionnels lors de la production de mouvements impliquant la flexion du poignet avec la flexion dorsale de la cheville ou l'extension du poignet avec la flexion plantaire de la cheville. Lorsque l'avant-bras était en position de pronation, le patron isodirectionnel nécessitait l'activation simultanée des muscles fléchisseurs (extenseurs) du poignet avec les muscles fléchisseurs plantaires (dorsaux) du pied (FP pour Flexion/Plantaire), alors que le patron non-isodirectionnel nécessitait l'activation simultanée des muscles fléchisseurs (extenseurs) du poignet avec les muscles fléchisseurs dorsaux (plantaires) du pied (FD pour Flexion/Dorsale). Quand l'avant-bras était en position de supination, le patron isodirectionnel nécessitait l'activation simultanée des muscles fléchisseurs (extenseurs) du poignet avec les muscles fléchisseurs dorsaux (plantaires) du pied (FD), alors que le patron non-isodirectionnel nécessitait l'activation simultanée des muscles fléchisseurs (extenseurs) du poignet avec les muscles fléchisseurs plantaires (dorsaux) du pied (FP).

Cette variable relative aux groupes musculaires impliqués dans la production des patrons de coordination (homologue ou FP et non-homologue ou FD) a été appelée *Activation Musculaire* dans les analyses.

4.1.3. Fréquence

La fréquence d'oscillation des mouvements changeait aléatoirement d'un essai sur l'autre. Différents niveaux de fréquence étaient testés en fonction du type de coordination à réaliser depuis une fréquence légèrement inférieure à la fréquence spontanément adoptée par les sujets jusqu'à une fréquence largement supérieure permettant de mettre en évidence les réorganisations qualitatives de transitions de phase. Cette variable a été appelée *Fréquence* dans les analyses.

4.1.4. Autres variables

Outre les variables indépendantes détaillées précédemment, nous avons également manipulé la perception visuelle des sujets. En fonction des expériences que nous avons réalisées, les conditions de vision pouvaient revêtir les modalités suivantes : (1) condition de « Vision normale » au cours de laquelle les sujets portaient des lunettes transparentes leur permettant de voir les déplacements réels de leurs membres dans l'espace ; (2) condition « Sans Vision » au cours de laquelle les sujets portaient des lunettes complètement opaques les plongeant dans l'obscurité totale ; (3) condition de « Vision Congruente et Incongruente » au cours desquelles les sujets étaient placés face à l'écran du dispositif de réalité virtuelle et portaient des lunettes partiellement opaques leur permettant seulement de voir les cibles lumineuses blanches correspondant aux déplacements de leurs membres. En condition de Vision Congruente, les sens de déplacement des cibles lumineuses correspondaient aux sens de déplacement des membres dans l'espace. En condition de Vision Incongruente, le sens de déplacement de la cible d'un des deux membres était inversé par rapport au sens de déplacement réel du membre dans l'espace.

4.2. Procédure

La procédure utilisée était globalement identique pour chacune de nos expériences. Les sujets devaient réaliser des tâches de coordinations rythmiques bi-segmentaires selon deux patrons de coordination (isodirectionnels ou non-isodirectionnels) et deux types d'activation musculaire (homologue ou FP et non-homologue ou FD¹⁴) à la fréquence imposée par un métronome auditif. Chaque condition expérimentale était réalisée au moins cinq fois pour une durée de mouvement d'un minimum de 15 s et l'ensemble des conditions expérimentales était présenté de manière aléatoire pour chaque participant afin d'éviter les effets dus à l'ordre de présentation des conditions. Chaque essai était suivi d'une période de repos généralement égale à la durée de l'essai afin de prévenir tout effet de fatigue musculaire. Les périodes d'expérimentation n'excédaient pas 45 min, sinon elles étaient découpées en plusieurs sessions avec des périodes de repos intermédiaires entre chaque session. Cinq à dix essais de familiarisation avec le dispositif étaient proposés aux sujets avant chaque session.

Les sujets n'étaient pas informés du but de l'expérience et n'en étaient informés qu'en fin de période d'expérimentation. Pour chaque expérience, les sujets ont signé un document

¹⁴ Nous rappelons que FP signifie Flexion (du poignet) avec flexion Plantaire (de la cheville) ce qui correspond à un couplage musculaire isofonctionnel, alors que FD signifie Flexion (du poignet) avec flexion Dorsale (de la cheville) ce qui correspond à un couplage musculaire non-isofonctionnel.

attestant de leur consentement volontaire afin de réaliser l'expérience. Les protocoles étaient en accord avec les standards d'éthiques mentionnés dans la déclaration d'Helsinki¹⁵.

4.3. Consignes

Il était demandé aux sujets de synchroniser les oscillations de leurs membres avec le rythme imposé par le métronome auditif. Les sujets devaient réaliser les mouvements correspondant au patron de coordination demandé de la manière la plus précise possible aussi longtemps que possible. Dans le cas où un changement de mode de coordination survenait, il leur était demandé de ne pas résister au changement de mode de coordination et de réaliser le nouveau mode de coordination de la manière la plus précise possible jusqu'à la fin de la période d'observation. Il s'agit de l'instruction classique «ne pas intervenir» ou «se laisser faire» (Kelso, 1984).

5. Variables dépendantes

5.1. Fréquence effective

La fréquence du mouvement effectif cycle à cycle (moyennée entre les deux segments) était calculée pour chaque essai puis transformée en score d'erreur. Ce score reflétait la différence entre la fréquence effective moyenne au cours d'un essai et la fréquence requise. Dans la mesure où cette variable rend compte de la capacité des sujets à suivre la fréquence imposée par le métronome quelles que soient les conditions, le seuil de significativité lors de l'analyse de cette variable était de $p < 0.2$ pour éviter les erreurs de type II (Abdi, 1987).

5.2. Indices de stabilité de la coordination

La phase relative entre les oscillations de chaque membre servait de mesure pour la précision et la stabilité des états des coordinations bi-segmentaires.

5.2.1. Calculs de phase relative

En fonction des tâches réalisées, différentes méthodes ont été utilisées pour calculer la phase relative : la phase relative discrète a été calculée en utilisant la méthode de l'estimation par points (par exemple, Zanone et Kelso, 1997), la phase relative continue par la méthode de

¹⁵ Adoptée par la 18e Assemblée générale, Helsinki, Juin 1964 et amendée par les : 29e Assemblée générale, Tokyo, Octobre 1975, 35e Assemblée générale, Venise, Octobre 1983, 41e Assemblée générale, Hong Kong, Septembre 1989, 48e Assemblée générale, Somerset West (Afrique du Sud), Octobre 1996, et la 52e Assemblée générale, Edimbourg, Octobre 2000. Addition d'une note explicative concernant le paragraphe 29 à l'Assemblée générale de l'AMM, Washington 2002. Addition d'une note explicative concernant le paragraphe 30 à l'Assemblée générale de l'AMM, Tokyo 2004.

l'arc tangent ou encore par celle des transformées de Hilbert (voir Hamill et al., 2000, pour une revue des techniques de calcul de phase relative). Le choix des méthodes de calcul de la phase relative au cours des différentes expériences était réalisé à partir des deux motivations suivantes : (1) un souci de formation et d'exploration des différentes méthodes utilisées pour calculer la phase relative dans l'approche des patrons dynamiques de coordination, (2) la prise en compte de la cinématique des membres à partir desquels la phase relative était mesurée. Je ne reviendrai pas sur la première motivation qui découle davantage de critères académiques que de justifications scientifiques. En revanche, la deuxième motivation est méthodologiquement et conceptuellement fondamentale. En effet, les trois méthodes utilisées, bien que donnant des résultats identiques, ne permettent pas de comparer les données obtenues avec chacune d'entre elles. C'est à dire que les valeurs de précision ou de stabilité de la phase relative obtenues avec une méthode ne sont pas directement comparables à celles obtenues avec une autre méthode. En effet, la phase relative discrète permet de mesurer la phase relative entre n'importe quel type d'oscillateurs périodiques, indépendamment de la forme et des caractéristiques de leur cycle limite. Par contre cette méthode possède deux désavantages majeurs. Premièrement, cette méthode n'évalue la coordination qu'à un moment particulier du cycle de mouvement. De plus cette méthode limite le nombre d'observations car dans le cas d'une phase relative discrète calculée par cycle, le nombre de valeurs correspond au produit de la fréquence d'oscillation par la durée de l'essai (par exemple, à 1Hz pendant 15s, nous obtiendrons au mieux 15 valeurs de phase relative). Si l'on prend chaque point de rebroussement, le nombre de valeurs de phase relative est multiplié par deux (dans le cas de l'exemple précédent, nous obtiendrons au mieux 30 valeurs de phase relative). Les méthodes de calcul de phase relative continue présentent l'avantage d'obtenir un nombre d'observations égal au produit de la fréquence d'échantillonnage par la durée de l'essai (moins une valeur, due à la dérivée). Ainsi, pour reprendre l'exemple précédent, si la fréquence d'échantillonnage est de 100 Hz, nous obtiendrons au mieux environ 1500 valeurs de phase relative. La phase relative continue peut se calculer soit à l'aide de la méthode l'arc tangent, soit à l'aide de la méthode de la transformée de Hilbert. La méthode de l'arc tangent présente l'avantage d'être très précise au niveau temporel. En revanche, elle est très sensible aux modifications d'amplitude du mouvement et nécessite que les oscillateurs se comportent comme des oscillateurs quasi-harmoniques. La méthode de la transformée de Hilbert présente quant à elle l'avantage de rester robuste face aux changements d'amplitude et de fréquence en cours d'essai. En revanche, l'exactitude des données que l'on obtient avec cette méthode dépend directement de la qualité des algorithmes utilisés pour extraire la partie imaginaire de la transformée de Hilbert.

Cette méthode est très sensible au bruit des données brutes et nécessite un filtrage IIR (*Infinite Impulse Response*) plus important qu'avec les deux autres méthodes.

5.2.2. Détail du calcul de la phase relative

5.2.2.1. Méthode de l'estimation par point (phase relative discrète)

La phase relative discrète était obtenue par la méthode de l'estimation par point. Cette méthode est basée sur l'utilisation d'un algorithme de détection des pics ou des vallées des séries temporelles obtenues pour chaque membre. La détection des crêtes se fait par les repérages de passage à zéro de la dérivée de la série temporelle (vitesse nulle correspondant à un pic ou à une vallée). De plus, le signe de la dérivée de second ordre de la série temporelle renseigne sur la nature de la crête : pic ou vallée. En effet, si la valeur de la dérivée de second ordre lors d'un passage de la dérivée d'ordre un à zéro est négative, cela signifie que l'on a affaire à un pic alors que si cette valeur est positive, nous sommes en présence d'une vallée. A partir des moments d'apparition des pics et vallées de chaque série temporelle (une par membre), nous calculons la phase relative discrète à partir de la formule suivante :

$$\varphi = \frac{t_1 - t_2}{T} \times 360^\circ ,$$

où t_1 correspond à un point de rebroussement (pic ou vallée) du membre pris pour référence, t_2 correspond à un point de rebroussement (pic ou vallée respectivement par rapport à la référence) du membre pris pour cible, et T correspond à la période entre deux points de rebroussement (pic à pic ou pic à vallée) du membre pris pour référence.

5.2.2.2. Méthode de l'arc tangent (phase relative continue)

Cette méthode est basée sur l'utilisation de l'arc tangent (défini de 0 à 2π) de l'angle de la phase issu du portrait de phase de chaque oscillateur. Le portrait de phase illustre la vitesse de déplacement du membre en fonction de sa position. Une fois que les angles de phase sont ainsi calculés pour chaque oscillateur, l'historique du temps est normalisé vers un nombre défini de points. La phase relative continue se calcule dès lors par la soustraction de l'angle de phase d'un membre par celui de l'autre membre pour chaque point de l'historique de temps normalisé. Nous obtenons donc les équations suivantes :

$$\Phi = \Phi_{cible}(t) - \Phi_{référence}(t)$$

$$\text{Avec } \Phi_{référence}(t) = \arctan\left(\frac{dx_{référence}}{dt}\right), \text{ et } \Phi_{cible}(t) = \arctan\left(\frac{dx_{cible}}{dt}\right).$$

$\Phi_{référence}$ et Φ_{cible} correspondent aux angles de phase normalisés, respectivement de la série temporelle du membre servant de référence et de celui servant de cible, à chaque instant du cycle de mouvement. Dans toutes nos expériences, la main droite était définie comme membre de référence pour le calcul de la phase relative.

5.2.2.3. Méthode de la transformée de Hilbert (phase relative continue)

La transformée de Hilbert est utilisée afin de réduire les effets dus à la normalisation des données, nécessaire dans la méthode de calcul de la phase relative par arc tangent. En effet, la méthode de l'arc tangent utilise la normalisation afin de contrôler les différences en amplitude et en vitesse du déplacement de chaque membre ainsi que les variations de fréquence d'oscillation de chaque membre (Hamill et al., 2000). La transformée de Hilbert décale chaque fréquence positive des séries temporelles de $-\pi/2$ radians permettant ainsi d'obtenir un signal en quadrature du signal d'origine. Le signal résultant est une série de nombres complexes dont la partie réelle correspond au signal d'origine et dont la partie imaginaire correspond à la série d'origine mais décalée de $-\pi/2$ radians (c'est-à-dire à la transformée rapide de Fourier inverse des fréquences positives correspondant aux angles décalés). Nous obtenons ainsi l'équation suivante :

$$\Phi = \varphi_{référence} - \varphi_{cible} = \arctan\left(\frac{\tilde{s}_1(t)s_2(t) - s_1(t)\tilde{s}_2(t)}{s_1(t)s_2(t) + \tilde{s}_1(t)\tilde{s}_2(t)}\right),$$

Où $\tilde{s}_1(t)$ et $\tilde{s}_2(t)$ sont les parties imaginaires de la transformée de Hilbert des séries de chaque membre et $s_1(t)$ et $s_2(t)$ sont les valeurs originales des angles de chaque membre.

5.2.3. Nombre de transitions de phase et variabilité de la phase relative

La stabilité des patrons de coordination était calculée à l'aide du nombre de transitions de phase, du temps avant l'occurrence d'une transition et de la déviation standard de la phase relative pour les périodes précédant la transition. Afin d'identifier les transitions de phase (c'est-à-dire le changement abrupt d'un patron de coordination vers un autre), une interface graphique spécifique a été utilisée (Figure 39). Grâce à cette interface, l'expérimentateur était informé quand la valeur moyenne de la phase relative au cours de trois cycles consécutifs quittait l'intervalle de $\pm 45^\circ$ (en général) autour de la phase relative requise. La position des curseurs était alors placée à la dernière valeur de phase relative comprise dans cet intervalle. Cette valeur permettait de définir les périodes précédant et suivant la transition, c'est-à-dire juste avant et juste après que la phase relative passe d'une valeur correspondant à un mode de coordination vers un autre plus stable. Cette procédure permettait donc de découper les essais

en zones précédant et suivant la transition de phase (voir Carson et al., 1995 pour une méthode similaire).

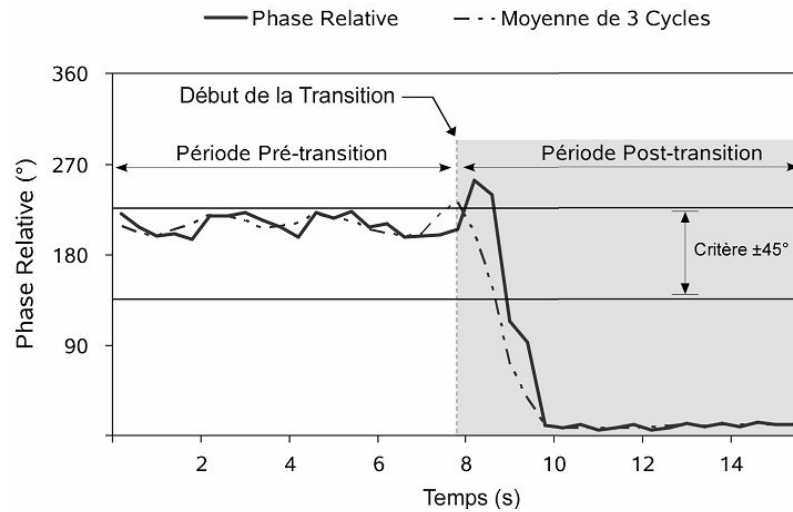


Figure 39 : Méthode de détermination de l'occurrence d'une transition de phase. Représentation illustrée de la méthode utilisée pour déterminer le début de la transition lors d'un essai représentatif (ici, le patron requis était non isodirectionnel et produit par la coactivation de groupes musculaires non homologues en condition de non vision à la fréquence d'oscillation de 2,5 Hz). La période suivant la période pré transition est représentée en fond gris. Les analyses n'étaient réalisées que sur les périodes pré transition. La ligne pleine représente la phase relative issue de l'estimation par points et la ligne en pointillés représente l'évolution de la moyenne de la phase relative lors de trois cycles consécutifs. Le début de la transition correspond au moment où la moyenne mobile des trois cycles sort du critère $\pm 45^\circ$ représenté par les deux traits horizontaux (respectivement 135° et 225°).

Chaque participant réalisait un nombre prédéfini d'essais (8 en général) pour chacune des conditions. Ainsi, pour chaque sujet, dans chaque condition, la somme du nombre de transitions de phase était réalisée. Cette somme était alors transformée en pourcentage variant de 0% à 100%. Le pourcentage de transitions de phase était alors transformé en utilisant la transformation racine carrée de l'arc sinus de manière à assurer l'homogénéité de la variance et la normalité de la distribution de l'erreur (Abdi, 1987).

5.2.4. Temps avant transition

Le temps avant transition correspondait pour chaque essai au temps séparant le début de l'essai de la fin de la période avant transition. Pour les essais dans lesquels aucune transition n'était observée au cours de la période d'observation, le temps avant transition correspondait au temps total de l'essai (Monno, Chardenon, Temprado, Zanone et Laurent, 2000). La variabilité des patrons de coordination était calculée à partir de la déviation standard de la phase relative.

5.3. Indice de précision de la coordination

L'erreur absolue de la phase relative était utilisée comme un indicateur de la précision des coordinations bimanuelles. L'erreur absolue correspondait à la valeur absolue de la différence entre la phase relative moyenne et la phase relative requise au cours de la période pré-transition.

6. Traitements statistiques

Le temps avant transition, la déviation standard et l'erreur absolue de la phase relative étaient calculés pour les périodes précédant la transition. La normalité de la distribution des valeurs de l'erreur absolue de la phase relative et la variabilité correspondante était testée. Les essais ne satisfaisant pas le critère d'uniformité (testé à l'aide d'une loi normale avec un intervalle de confiance de 95% ; Abdi, 1987) et les essais dont les valeurs initiales de phase relative correspondaient à des valeurs de phase relative suivant une transition étaient exclus de l'analyse de variance. Les valeurs de phase relative étaient testées selon les méthodes de statistiques circulaires classiques (Mardia, 1972). Une analyse de variance (Anova) portant sur l'ensemble des facteurs expérimentaux avec mesures répétées était réalisée sur les valeurs transformées du pourcentage de transition de phase, sur le temps avant transition, sur la déviation standard et sur l'erreur absolue de la phase relative. Le seuil de significativité était de $p < .05$ (Abdi, 1987). Les décompositions post-hoc des interactions étaient réalisées à l'aide des moyennes issues du test de Newman-Keuls.

CHAPITRE III : NATURE ET RÔLE DES CONTRAINTES
DANS LA DYNAMIQUE DES COORDINATIONS
INTER-SEGMENTAIRES

1. La coalition des contraintes

Dans le cas des coordinations bimanuelles, il a été récemment mis en évidence qu'une coalition des différentes contraintes neuromusculaires et spatiales permettrait de proposer un cadre plus cohérent qu'une explication dans laquelle les contraintes joueraient un rôle exclusif. Dans une coalition, les différentes contraintes peuvent agir en se renforçant mutuellement ou en s'opposant, provoquant ainsi la stabilisation ou la déstabilisation des patrons de coordination (Oullier, de Guzman, Jantzen et Kelso, 2003a, b ; Temprado et al., 2003 ; Temprado et Salesse, 2004 pour une discussion). Il a également été mis en évidence que la coalition de ces contraintes possédait un caractère flexible et spécifique aux tâches de coordination réalisées (Calvin, Milliex, Coyle et Temprado, 2004 ; Kelso et al., 2001). Ainsi, comprendre la dynamique des coordinations inter-segmentaires ne revient pas uniquement à identifier les contraintes influentes dans une tâche particulière mais également à explorer les conditions dans lesquelles elles jouent un rôle en coopération ou en compétition dans l'émergence, la persistance et les changements des patrons de coordination. C'est pourquoi nous nous proposons au cours de ce chapitre expérimental d'explorer la dynamique et plus particulièrement le rôle joué par les contraintes directionnelles et neuromusculaires dans différents types de coordinations inter-segmentaires: les coordinations entre le poignet et la cheville (dépendantes du principe d'isodirectionnalité), les coordinations bimanuelles (dépendantes du principe d'homologie musculaire) dans le plan sagittal et les coordinations de pendules manuels (propices à la dissociation des contraintes neuromusculaires et directionnelles d'après Park, Collins et Turvey, 2001).

Pour l'ensemble des expériences présentées au cours de ce chapitre, tous les effets de la *Vision* seront détaillés et discutés dans le deuxième chapitre de cette thèse. Seules les conditions avec vision des membres seront présentées au cours des analyses post hoc impliquant un effet de la *Vision*.

La stratégie expérimentale que nous avons adoptée pour tester le rôle des contraintes neuromusculaires et directionnelles sur la dynamique des coordinations inter-segmentaires consistait en la modification systématique de la posture d'un des avant-bras (pronation ou supination). Ainsi, la première expérience avait pour but de tester les effets de la modification de la posture des avant-bras sur la dynamique des coordinations bimanuelles.

1.1. Expérience contrôle

Au cours de cette première expérience, les sujets devaient réaliser des oscillations rythmiques des poignets dans le plan sagittal (mouvements de haut en bas) avec les deux avant-bras en pronation ou en supination, ou avec un avant-bras en pronation et l'autre en supination. Le but de cette expérience était de montrer que lorsque les deux avant-bras sont dans des postures similaires (pronation/pronation ou supination/supination), la modification de la position n'affecte pas la stabilité et la précision des coordinations. De la même manière lorsque les deux avant-bras sont dans des postures dissimilaires (pronation/supination ou supination/pronation), la modification de la posture n'affecte pas non plus la stabilité et la précision des coordinations (pour des méthodes, données et résultats convergents, Temprado et al., 2003).

1.1.1. Méthode

1.1.1.1. Participants

Cinq adultes droitiers âgés de 22 à 26 ans (Moyenne = 25 ans) étudiants à l'Université de la Méditerranée ont participé à l'expérience contrôle. Les sujets n'étaient informés du but de l'expérience qu'à la fin de celle-ci.

1.1.1.2. Dispositif expérimental

Les sujets étaient assis sur notre dispositif d'étude des coordinations multisegmentaires (voir les détails dans le chapitre II). Les avant-bras étaient maintenus à l'aide de Velcro® de telle manière que les mouvements étaient restreints à la flexion et à l'extension des poignets dans le plan sagittal (c'est-à-dire à des oscillations des poignets de haut en bas). Les avant-bras formaient un angle de 90° avec le bras. La chaise formait un angle de 30° par rapport à la verticale (Figure 40).

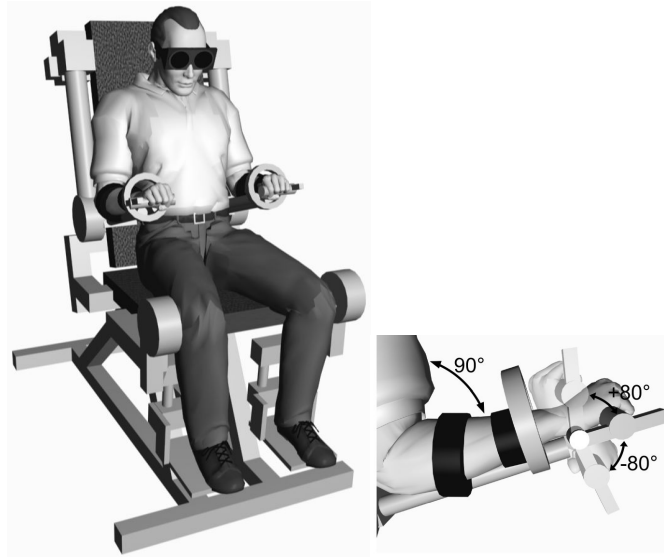


Figure 40 : Représentation du dispositif expérimental utilisé dans cette expérience.

1.1.1.3. Procédure

Les participants devaient réaliser des oscillations rythmiques bimanuelles de haut en bas. Pour chaque posture (similaire ou dissimilaire), trois variables indépendantes étaient manipulées pour un total de 12 conditions expérimentales différentes : la direction relative du déplacement des membres (isodirectionnel ou non-isodirectionnel), la position des avant-bras (dans le cas de la posture similaire : les deux avant-bras étaient en pronation ou en supination ; dans le cas de la posture dissimilaire : un avant-bras était en pronation et l'autre était en supination), et la fréquence d'oscillation des mouvements (Fréquence préférentielle, 1 Hz, 2 Hz ou 3 Hz).

(1) La direction relative des mouvements était manipulée en demandant aux sujets de réaliser des mouvements isodirectionnels (les deux mains se déplacent simultanément vers le haut ou vers le bas) ou non-isodirectionnels (une main se déplace vers le haut alors que l'autre main se déplace vers le bas et *vice versa*). Les effets de cette variable sont appelés effets de la Direction dans les analyses.

(2) La posture des avant-bras était manipulée en demandant aux sujets de tenir les poignées avec les deux avant-bras en position de pronation ou de supination (posture similaire) ou avec un avant-bras en pronation et l'autre en supination (posture dissimilaire). Les effets de cette variable sont appelés effets de la Position dans les analyses (Figure 41).

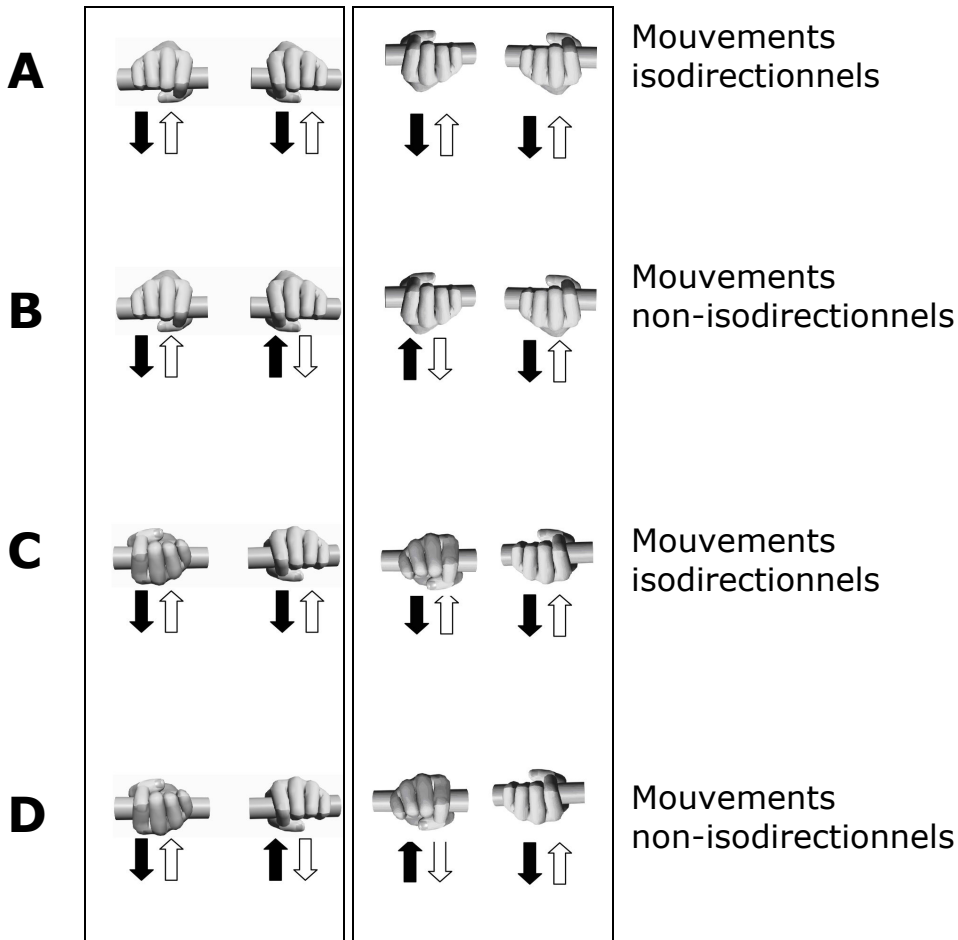


Figure 41 : Illustration des huit patrons de coordination testés dans cette expérience et résultant du croisement entre la direction du mouvement (isodirectionnel ou non-isodirectionnel), du couplage neuromusculaire (homologue ou non-homologue) et de la posture des avant-bras (pronation/pronation supination/supination ou pronation/supination supination/pronation)

(3) La fréquence d'oscillation des poignets restait la même tout au long d'un essai mais changeait de manière aléatoire d'un essai à l'autre. Quatre fréquences d'oscillation ont été testées : la fréquence préférentielle (sans métronome), 1 Hz, 2 Hz et 3 Hz. Les effets de cette variable sont appelés effets de la Fréquence dans les analyses.

Avant chaque essai, nous indiquions aux sujets la posture et le patron de coordination (direction du mouvement) à adopter. Les participants devaient réaliser les patrons de coordination de la manière la plus précise et la plus continue possible à la fréquence imposée par le métronome dans le cas d'un entraînement par le métronome ou bien à la fréquence qui leur semblait la plus confortable dans le cas de la condition à fréquence préférentielle. Ils avaient également pour consigne de ne pas résister à un changement de patron de coordination (l'instruction classique de ne pas intervenir, Kelso, 1984), c'est à dire de maintenir le patron de coordination demandé initialement jusqu'à ce qu'ils sentent qu'un changement de mode de

coordination leur permettrait de maintenir les oscillations des poignets à la fréquence imposée par le métronome.

Chaque essai durait 20 secondes. 4 essais étaient réalisés dans chacune des conditions pour un total de 128 essais. Chaque essai était suivi d'une période de repos de 10 secondes et une pause de 10 minutes était effectuée au bout de 64 essais.

1.1.1.4. Analyse des données

Nous avons calculé la phase relative continue entre les deux mains à partir de la méthode de l'arc tangent proposée par Scholz et Kelso (1989). Cette phase relative sert de mesure des coordinations bimanuelles.

La fréquence effective de l'oscillation de chaque main pour chaque essai était moyennée afin d'obtenir un score d'erreur pour chaque condition. Ce score rendait compte de la différence absolue entre la fréquence effective d'oscillation des sujets et celle imposée par le métronome. Pour l'analyse de cette variable, nous avons utilisé un seuil de significativité $< .05$ afin d'éviter une erreur de type de II (Abdi, 1987).

Nous avons mesuré la stabilité des patrons de coordination à l'aide du nombre de transitions de phase, du temps avant la transition et de la stabilité de la phase relative avant la transition (si une transition était observée au cours de l'essai). Voir le chapitre II pour un détail de la procédure.

Enfin, nous avons mesuré la précision de la coordination à l'aide de l'erreur absolue de la phase relative.

1.1.2. Résultats

Dans la mesure où le but de cette expérience préliminaire est de mettre en évidence que pour chacune des postures (similaire et dissimilaire), la modification de la position des avant-bras n'affecte pas la stabilité et la précision des coordinations bimanuelles, nous avons conduit deux analyses séparées pour chacune des deux postures et nous ne présentons que les effets ou les interactions significatives dans lesquelles la variable de Position est présente.

1.1.2.1. Fréquence effective

Nous avons réalisé deux analyses de variance (ANOVA) 2 (Position) x 2 (Direction) x 3 (Fréquence) à mesures répétées séparées pour chacune des deux postures sur le score d'erreur de la fréquence effective (pour les fréquences imposées par le métronome : 1 Hz, 2 Hz et 3 Hz).

La différence entre la fréquence imposée par le métronome et la fréquence effective des sujets était très faible pour l'ensemble des conditions (0,025 Hz en moyenne).

En posture similaire, l'analyse a révélé une interaction significative entre la Position et la Direction ($F(1,4)=3.14, p<.2$). La décomposition de l'interaction réalisée avec le test de Newman-Keuls n'a pas révélé de différence significative entre les différentes conditions.

En posture dissimilaire, l'analyse a révélé un effet significatif de la Position ($F(1,4)=2.69, p<.2$), une interaction significative entre la Position et la Direction ($F(1,4)=13.33, p<.05$) et entre la Position et la Fréquence ($F(2,8)=2.38, p<.2$). La décomposition de l'interaction entre la Position et la Direction réalisée avec le test de Newman-Keuls a révélé que la fréquence effective pour le patron non-isodirectionnel réalisé avec l'avant-bras droit en pronation et le gauche en supination était significativement supérieure à celle de l'autre position pour le même patron de coordination et au patron isodirectionnel (différence entre les valeurs extrêmes = 0,04 Hz) (Figure 42). La décomposition de l'interaction entre la Position et la Fréquence réalisée avec le test de Newman-Keuls n'a pas révélé de différence significative entre les différentes conditions.

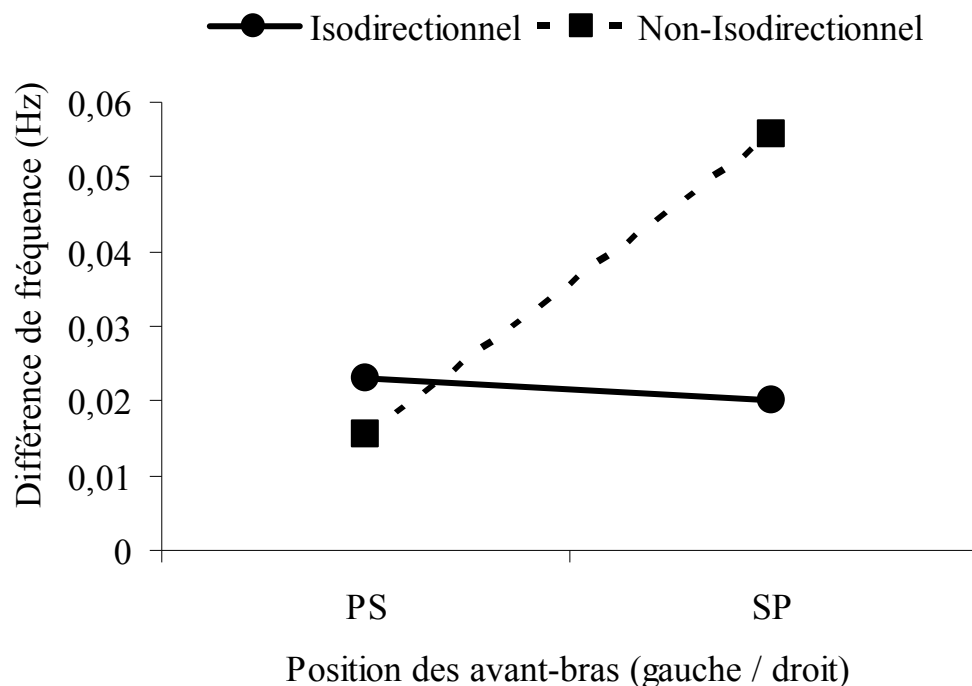


Figure 42 : Score d'erreur de la fréquence effective pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la position des avant-bras (PS : pronation / supination ou SP : supination / pronation) en posture dissimilaire.

1.1.2.2. Pourcentage de transitions de phase

Nous avons réalisé deux analyses de variance (ANOVA) 2 (Position) x 2(Direction) x 4 (Fréquence) à mesures répétées séparées pour chacune des deux postures sur le pourcentage transformé de transitions de phase.

Quelle que soit la posture (similaire ou dissimilaire), l'analyse de variance n'a révélé aucun effet significatif de la posture sur le pourcentage de transition de phase.

1.1.2.3. Temps avant la transition

Nous avons réalisé deux analyses de variance (ANOVA) 2 (Position) x 2(Direction) x 4 (Fréquence) à mesures répétées séparées pour chacune des deux postures sur le temps séparant le début de l'essai de la transition de phase (dans le cas où une transition se produisait, autrement, la valeur de cette variable était fixée à 20s conformément à la méthode utilisée par Monno et al., 2000).

En posture similaire, l'analyse de variance n'a révélé aucun effet significatif de la posture sur le temps avant transition.

En posture dissimilaire, l'analyse a révélé un effet significatif de la Position ($F(1,4)=33.16$, $p<.01$), une interaction significative entre la Position et la Fréquence ($F(3,12)=26.20$, $p<.01$) et entre la Position, la Direction et la Fréquence ($F(3,12)=14.11$, $p<.01$). La décomposition de l'interaction entre la Position, la Direction et la Fréquence réalisée avec le test de Newman-Keuls a révélé que lorsque la fréquence d'oscillation des membres est la plus élevée (3 Hz), et que le patron de coordination réalisé est non-isodirectionnel, la transition de phase survient en moyenne significativement plus tôt lorsque l'avant-bras droit est en pronation et l'avant-bras gauche en supination que dans la position inverse (10 s versus 19 s) (Figure 43).

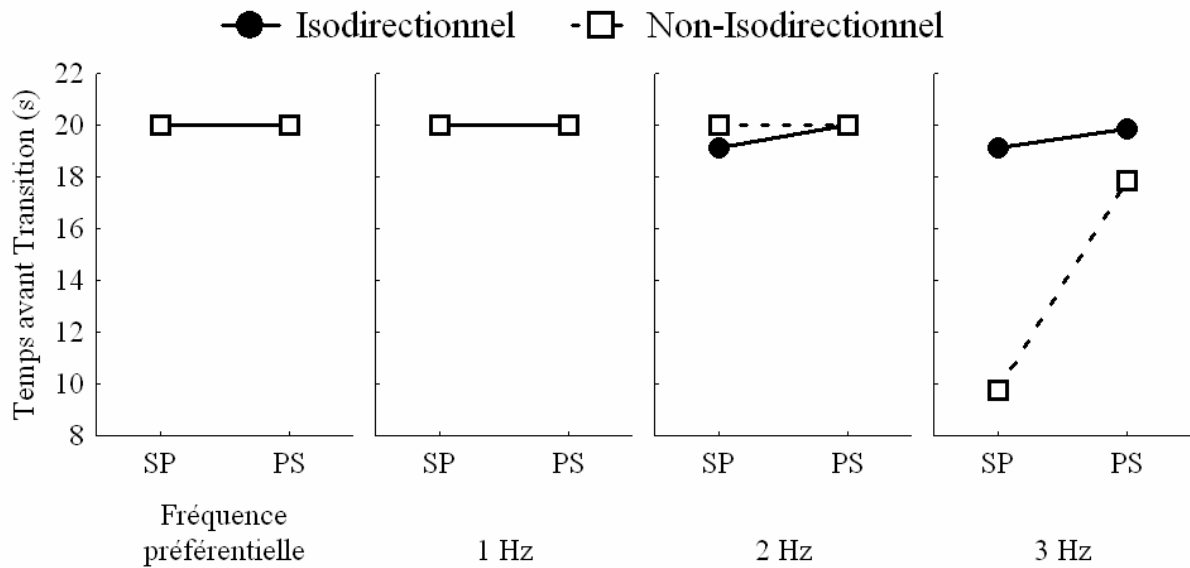


Figure 43 : Temps avant transition pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la fréquence d'oscillation des membres en abscisse basse pour chacune des positions des avant bras (SP : supination/pronation et PS : pronation / supination).

1.1.2.4. Stabilité de la phase relative

Nous avons réalisé deux analyses de variance (ANOVA) 2 (Position) x 2 (Direction) x 4 (Fréquence) à mesures répétées séparées pour chacune des deux postures sur la variabilité de la phase relative.

En posture similaire, l'analyse a révélé une interaction significative entre la Position et la Fréquence ($F(3,12)=6.13$, $p<.01$) et entre la Position, la Direction et la Fréquence ($F(3,12)=4.14$, $p<.05$). La décomposition de l'interaction entre la Position, la Direction et la Fréquence réalisée avec le test de Newman-Keuls a révélé que lorsque le patron de coordination est isodirectionnel, aucune différence significative n'est observée entre les deux positions quelle que soit la fréquence d'oscillation. En revanche, lorsque le patron de coordination est non-isodirectionnel, les deux postures diffèrent significativement à toutes les fréquences sauf pour la fréquence intermédiaire à 2 Hz ; il n'y a pourtant pas d'effet stabilisateur d'une position par rapport à l'autre (Figure 44).

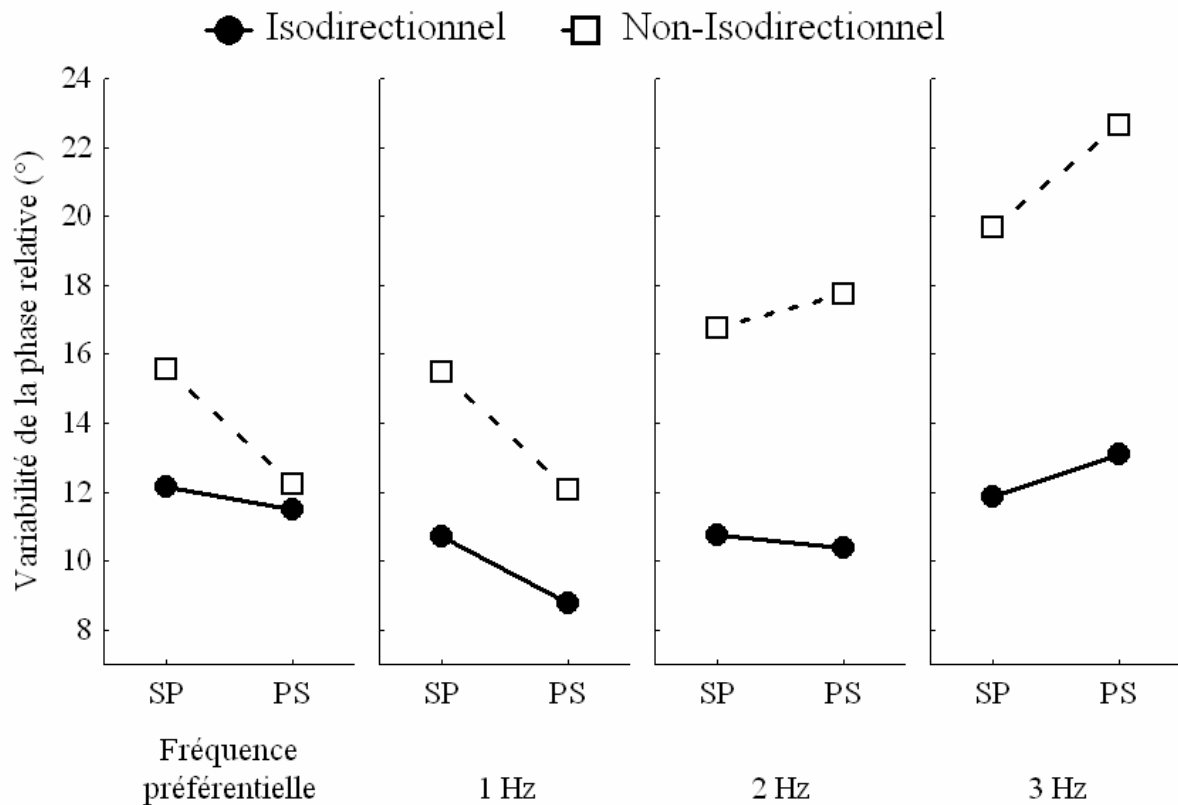


Figure 44 : Variabilité de la phase relative pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la fréquence d'oscillation des membres en abscisse basse pour chacune des positions des avant bras (SP : supination/ pronation et PS : pronation / supination).

En posture dissimilaire, l'analyse de variance n'a révélé aucun effet significatif de la posture sur la variabilité de la phase relative.

1.1.2.5. Erreur absolue de la phase relative

Nous avons réalisé deux analyses de variance (ANOVA) 2 (Position) x 2 (Direction) x 4 (Fréquence) à mesures répétées séparées pour chacune des deux postures sur l'erreur absolue de la phase relative.

Quelle que soit la posture des avant-bras (similaire ou dissimilaire), l'analyse de variance n'a révélé aucun effet significatif de la posture sur l'erreur absolue de la phase relative.

1.1.3. Discussion

Le but de cette étude préliminaire était de montrer que le changement de position des avant-bras (en pronation ou en supination) pour chacune des deux postures (similaire ou dissimilaire) n'affectait pas la stabilité et la précision des patrons de coordination bimanuels. Les données de la fréquence effective montrent que les sujets ont suivi correctement la fréquence imposée par le métronome quelle que soit la condition de Position dans la mesure où la seule

différence significative ne met en évidence qu'un écart négligeable de 0,04 Hz entre les conditions pour la posture dissimilaire.

Les trois indices de stabilité que nous avons utilisés (pourcentage de transitions de phase, temps avant la transition et variabilité de la phase relative) suggèrent que la modification de la position des avant-bras n'affecte pas la stabilité des coordinations bimanuelles. En effet, de manière plus spécifique, l'analyse du pourcentage de transition de phase n'a révélé aucun effet significatif de la position des avant-bras quelle que soit la posture (similaire ou dissimilaire). Le temps avant transition renforce ce résultat puisqu'en posture similaire, aucun effet significatif n'est observé. En posture dissimilaire toutefois, l'analyse a révélé que pour la fréquence la plus haute, lorsque le patron de coordination réalisé était non-isodirectionnel, les transitions de phase étaient observées plus tôt pour une position que pour l'autre. Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où l'effet de la posture sur le moment d'apparition des transitions a déjà été mis en évidence (Carson et Riek, 1998). Toutefois, les différences entre les moments d'apparition des transitions de phase dues à la modification de la posture des avant-bras sont d'importance mineure par rapport à celles dues aux changements de patrons de coordination (Buchanan et Kelso, 1993). Enfin, les résultats de la variabilité de la phase relative sont également en accord avec les autres indices de stabilité. En effet, lorsque la posture est similaire et que le déplacement des membres se fait dans des directions opposées, une interaction significative entre la Position, la Direction et la Fréquence est observée. L'analyse de cette interaction montre simplement que des différences subtiles de stabilité entre les positions sont observées aux différentes fréquences mais qu'aucune de ces positions ne semble avoir d'effet stabilisateur ou déstabilisateur fixe et durable par rapport à l'autre. En effet, à la fréquence la plus basse et à la fréquence préférentielle, lorsque les avant-bras sont en pronation, la coordination est plus stable que lorsque les avant-bras sont en supination, alors qu'à la fréquence la plus élevée, l'effet est inversé. De plus, il est intéressant de noter que les différences significatives observées sont faibles (de l'ordre de 3° en moyenne). L'indice de précision (l'erreur absolue de la phase relative) quant à lui n'indique aucune différence significative entre les positions quelle que soit la posture des avant-bras (similaire ou dissimilaire).

Les résultats de cette expérience préliminaire sont en accord avec ceux obtenus par Temprado et al. (2003). Ces auteurs montrent en effet que la modification de la position des avant-bras en pronation ou en supination n'affecte pas significativement la stabilité et la précision des patrons de coordination bimanuels. De plus, nos résultats montrent que les positions extrêmes pronation/pronation et supination/supination ou pronation/supination et supination/pronation sont statistiquement équivalentes. C'est pourquoi, au cours des expériences

suivantes, lorsque la question se posait, nous n'avons testé que la moitié des positions redondantes (symétriques).

1.2. Interaction des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville (Salesse, Temprado et Swinnen, 2005)

Les études portant sur des tâches de coordination ipsilatérales entre le poignet et la cheville (Baldiessa, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Carson et al., 1995) ont montré que les patrons de coordination caractérisés par un déplacement des membres dans la même direction étaient plus stables et plus précis que les patrons de coordination caractérisés par un déplacement des membres dans des directions opposées quelle que soit la position de l'avant-bras (pronation ou supination). Les auteurs en ont conclu que la contrainte directionnelle était le facteur déterminant de la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville indépendamment de toute autre contrainte. Cependant, dans ces études, les analyses statistiques comparant les positions de l'avant-bras en pronation ou en supination ont pu masquer une coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles. De manière plus spécifique, Baldiessa, Cavallari et Civaschi (1982) n'ont pas réalisé d'analyses statistiques sur les effets de la position de l'avant-bras, sur la stabilité et les transitions de phase. Carson et al. (1995) ont analysé les données de chaque sujet séparément. Pour chaque mode de coordination, ils ont comparé le nombre de transitions de phase observées pour chaque position de l'avant-bras séparément. La variabilité de la phase relative était analysée séparément pour chaque mode de coordination en mélangeant les données des deux positions de l'avant-bras. Dans les coordinations ipsilatérales entre le poignet et la cheville, lorsque la posture de l'avant-bras est en pronation, un mouvement isodirectionnel est produit par l'activation simultanée des groupes musculaires isofonctionnels alors qu'un mouvement non-isodirectionnel est produit par l'activation alternée de ces muscles. En revanche, lorsque que l'avant-bras est en supination, nous observons l'inverse puisque c'est un mouvement non-isodirectionnel qui est produit par l'activation simultanée des groupes musculaires antigravitaire et c'est un mouvement isodirectionnel qui est produit par l'activation alternée de ces muscles. Ainsi, un effet de la posture, en fonction de la direction du mouvement, peut rendre compte à la fois d'une activation simultanée ou alternée des groupes musculaires isofonctionnels. C'est pourquoi, une procédure plus directe et claire permettant d'étudier le rôle de la contrainte neuromusculaire consiste à comparer les différents types d'activation musculaire produisant les patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels comme précisé dans le second chapitre et non de comparer les effets dus aux changements de posture de l'avant-bras pour les patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels.

L'objectif de cette expérience était d'étudier précisément le rôle joué par la contrainte neuromusculaire dans les coordinations entre le poignet et la cheville. Pour cela, nous avons comparé, pour la première fois à notre connaissance, différents modes de coordination (isodirectionnel et non-isodirectionnel) impliquant différents types d'activations musculaires (isofonctionnel et non-isofonctionnel). Nous avons tout d'abord redéfini les groupements musculaires dans le contexte des coordinations entre le poignet et la cheville. Nous avons étudié le type de groupes musculaires activés simultanément en fonction de leur origine phylogénétique commune en tant que muscles antigravitaires (Carson et Riek, 1998). Ainsi, nous avons étudié les effets de chacun des deux patrons d'activation musculaire (homologue FP pour flexion plantaire du pied avec flexion du poignet et non-homologue FD pour flexion dorsale du pied avec flexion du poignet, cf. Chapitre II pour des détails sur cette dénomination) sur la production des patrons de coordination isodirectionnels et non-isodirectionnels. Nous avons émis l'hypothèse que les patrons de coordination résultant du couplage musculaire FP (flexion poignet avec flexion plantaire) devraient être plus stables que ceux produit par le couplage FD (flexion poignet avec flexion dorsale) car les premiers impliquent l'activation simultanée de groupes musculaires isofonctionnels par rapport à la gravité alors que ce n'est pas le cas pour les seconds (Carson et Riek, 1998).

1.2.1. Méthode

1.2.1.1. Participants

Cinq sujets adultes droitiers âgés de 23 à 25 ans ont participé à l'expérience. Les participants n'étaient informés du but de l'étude qu'à la fin de l'expérience. Les participants ont signé une lettre de consentement avant l'expérience.

1.2.1.2. Dispositif expérimental

Les sujets étaient placés sur le dispositif expérimental détaillé dans le chapitre II. L'avant-bras des sujets formait un angle de 30° par rapport à l'horizontale et les genoux étaient pliés à 45°.

1.2.1.3. Procédure

Les sujets devaient effectuer des mouvements rythmiques du poignet et de la cheville continus de haut en bas (Figure 35). Quatre variables indépendantes détaillées dans le chapitre II ont été réparties aléatoirement dans l'expérience pour un total de 32 conditions expérimentales différentes : (1) la direction relative du mouvement des membres (isodirectionnel ou

non-isodirectionnel), (2) le type de groupes musculaires activés simultanément (FP ou FD), (3) la vision du mouvement des membres (traité dans la deuxième partie) et (4) la fréquence du mouvement (1 Hz, 1,5 Hz, 2 Hz et 2,5 Hz). Les sujets réalisaient 10 essais de 25 secondes dans chacune des conditions.

1.2.1.4. Analyse des données

Les données ont été filtrées à l'aide d'un filtre de second ordre (double passage) de type Butterworth avec une fréquence de coupure de 10 Hz. Le poignet a été choisi comme référence pour le calcul de la phase relative discrète. La phase relative discrète a été calculée à l'aide de la méthode de l'estimation par point (Zanone et Kelso, 1997 ; voir le chapitre II pour un détail des calculs). Les essais ne satisfaisant pas le critère d'uniformité (voir chapitre II) et ceux dont les valeurs initiales de phase relative correspondaient à des valeurs post-transition ont été exclus des analyses statistiques de la variabilité et de la moyenne de la phase relative (87 essais sur 1600, c'est-à-dire 5,4% des essais au total).

Une analyse de variance (ANOVA) 2 (Vision) x 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) a été réalisée sur le nombre de transition de phase. Des analyses de variance (ANOVA) 2 (Vision) x 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 4 (Fréquence) ont été réalisées sur la fréquence d'oscillation, la variabilité et la moyenne de la phase relative.

1.2.2. Résultats

1.2.2.1. Fréquence d'oscillations

Nous avons analysé la différence moyenne entre la fréquence d'oscillation requise (imposée par le métronome) et la fréquence effectivement adoptée par les participants pour chacune des conditions expérimentales. Un score d'erreur était calculé pour chaque essai. Ce score rendait compte de la différence absolue entre la fréquence effective des sujets et celle du métronome. Le degré d'erreur était relativement faible pour l'ensemble de conditions (environ 0,05 Hz). Les données ont été analysées à l'aide d'une ANOVA 2 (Vision) x 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 4 (Fréquence). Cette analyse n'a pas révélé d'effet significatif ($p > .05$).

1.2.2.2. Nombre de transitions de phase

Des transitions de phase ont été observées dans 10,2% des essais (163 sur 1600) et majoritairement aux deux plus hautes fréquences (Figure 45).

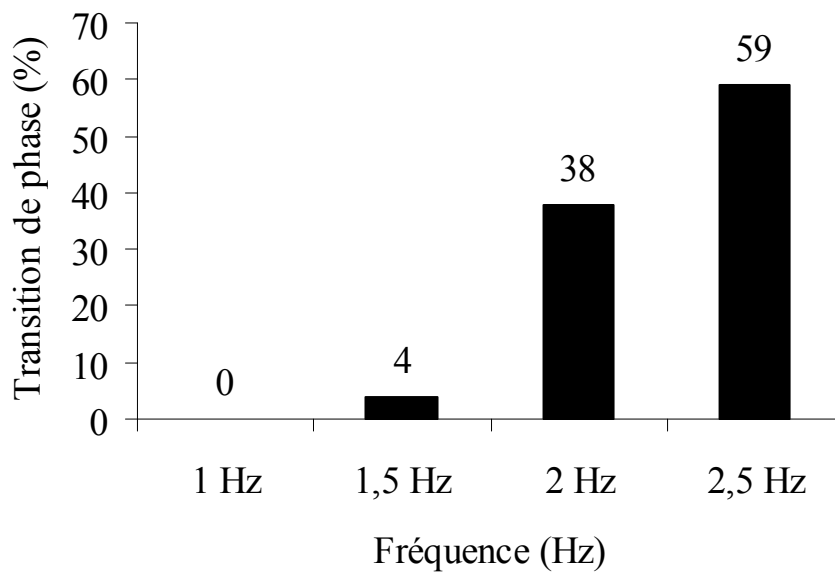


Figure 45 : Pourcentage de transitions de phase moyenné sur l'ensemble des conditions pour chaque fréquence

Nous avons réalisé une ANOVA 2 (Vision) x 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs. Cette analyse a révélé un effet significatif de la Direction ($F(1,4)=28.9$, $p<.01$), un effet significatif de l'Activation Musculaire ($F(1,4)=134.1$, $p<.001$) et une interaction significative entre la Vision, la Direction et l'Activation Musculaire ($F(1,4)=10.02$, $p<.05$). Davantage de transitions de phase ont été observées pour le patron de coordination non-isodirectionnel que pour le patron isodirectionnel (157 versus 6). Une analyse post-hoc de l'interaction entre la Vision, la Direction et l'Activation Musculaire réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a été effectuée. En raison du faible nombre de transitions de phase observées pour le patron de coordination isodirectionnel, nous ne reportons ici que les résultats significatifs dus à l'Activation Musculaire pour le patron de coordination non-isodirectionnel. Le couplage musculaire FD (flexion dorsale du pied avec flexion du poignet) a provoqué significativement plus de transitions de phase que le couplage musculaire FP (flexion plantaire du pied avec flexion du poignet) (104 versus 59, $p<.05$). Mais de manière plus spécifique en condition de vision, une large différence était observée entre les couplages neuromusculaires FD et FP (54 versus 19, $p<.05$).

1.2.2.3. Variabilité de la phase relative

Une analyse de variance (ANOVA) 2 (Vision) x 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 4 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs a révélé un effet significatif de la Fréquence ($F(3,12)=34.4$, $p<.01$). La variabilité de la phase relative augmentait

significativement avec la fréquence d'oscillation pour chacune des conditions. L'analyse statistique a également révélé un effet significatif de l'Activation Musculaire ($F(1,4)=7.84$, $p<.05$), une interaction significative entre la Vision et la Direction ($F(1,4)=14.22$, $p<.01$) et une interaction significative entre la Vision, la Direction et l'Activation Musculaire ($F(1,4)=35.8$, $p<.01$).

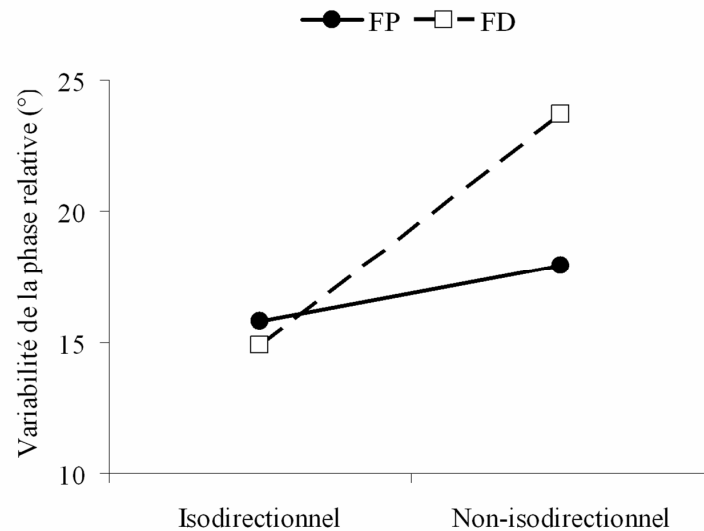


Figure 46 : Variabilité de la phase relative des patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels en fonction du couplage neuromusculaire FP (flexion plantaire) ou FD (flexion dorsale).

Les analyses post hoc de l'interaction entre la Vision, la Direction et l'Activation Musculaire réalisées à l'aide du test de Newman-Keuls ont montré que l'effet de la Direction était modulé à la fois par la Vision et l'Activation Musculaire. De manière plus spécifique, en condition de vision, la variabilité de la phase relative du patron non-isodirectionnel était plus importante que celle du patron isodirectionnel à la fois pour les couplages neuromusculaires FD et FP. De plus, le patron neuromusculaire FP était plus stable que le patron neuromusculaire FD pour le patron non-isodirectionnel (Figure 46).

1.2.2.4. Erreur absolue de la phase relative

Une analyse de variance (ANOVA) 2 (Vision) x 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 4 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs a révélé un effet significatif de la Fréquence ($F(3,12)=199$, $p<.001$), un effet significatif de la Vision ($F(1,4)=8.5$, $p<.05$), une interaction significative entre l'Activation Musculaire et la Fréquence ($F(3,12)=4.06$, $p<.05$), une interaction significative entre la Direction et la Fréquence ($F(3,12)=10.63$, $p<.01$), une interaction significative entre la Vision, la Direction et

l'Activation Musculaire ($F(1,4)=41.64, p<.01$) et une interaction significative entre la Vision, la Direction, l'Activation Musculaire et la Fréquence ($F(3,12)=7.3, p<.01$).

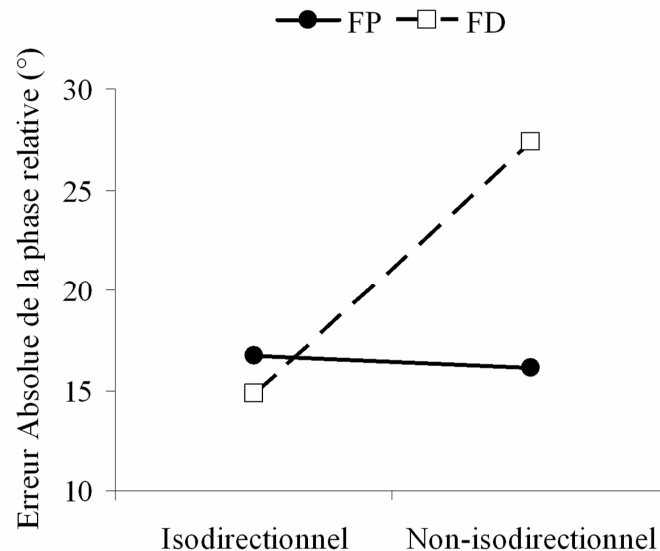


Figure 47 : Erreur absolue de la phase relative en condition de vision pour les patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels en fonction du couplage neuromusculaire FP (flexion plantaire) ou FD (flexion dorsale)

Les analyses post hoc de l'interaction entre la Vision, la Direction, l'Activation Musculaire et la Fréquence réalisées à l'aide du test de Newman-Keuls ont montré que l'interaction entre la Vision, la Direction et l'Activation Musculaire était significative pour les deux plus hautes fréquences (2 Hz et 2,5 Hz). L'interaction entre la Vision, la Direction et l'Activation Musculaire révèle que l'effet de la Direction était modulé à la fois par la Vision et l'Activation Musculaire. De manière plus spécifique en condition de vision, le patron isodirectionnel était plus précis que le patron non-isodirectionnel pour le couplage neuromusculaire FD mais pas pour le couplage neuromusculaire FP. De plus, l'erreur absolue du patron non-isodirectionnel était plus importante pour le patron FD que pour le patron FP (Figure 47).

1.2.3. Discussion

Au cours de cette expérience, nous avons étudié plus précisément le rôle des contraintes neuromusculaires (et des contraintes perceptives visuelles, voir chapitre V) dans la production des patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel des coordinations ipsilatérales entre le poignet et la cheville. Nous ne discuterons ici que le rôle des contraintes neuromusculaires, celui des contraintes perceptives (visuelles) sera discuté dans la deuxième partie du document. L'hypothèse principale de ce travail était qu'au-delà du résultat classique sur le principe d'isodirectionnalité dans ce type de coordinations, le couplage musculaire FP (c'est-à-dire

l'activation simultanée des muscles isofonctionnels) devait être plus stable que le couplage musculaire FD (c'est-à-dire l'activation simultanée des muscles non-isofonctionnels).

Les analyses du nombre de transitions de phase et de la variabilité de la phase relative indiquent que le patron de coordination non-isodirectionnel est moins stable et plus difficile à maintenir que le patron de coordination isodirectionnel. Pourtant, même si les contraintes directionnelles semblent être le facteur déterminant des transitions de phase, nos résultats montrent également que les patrons d'activation musculaire (c'est-à-dire les couplages musculaire FP et FD) influencent la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville. En effet, lorsque le patron de coordination initialement réalisé était non-isodirectionnel, plus de transitions étaient observées pour le couplage musculaire FD que pour le couplage musculaire FP. Les mouvements caractérisés par l'activation simultanée des muscles isofonctionnels (définis d'après leur fonction antigravitaire) étaient plus facile à réaliser (Carson et Riek, 1998 ; Swinnen et al., 1997). Ces résultats confirment et complètent ceux obtenus lors de précédentes études qui avaient mis en évidence que la modification de la position de l'avant-bras (en pronation ou en supination) n'affectait pas la stabilité des patrons (Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Carson et al., 1995), conduisant les auteurs à conclure que les contraintes directionnelles étaient dominantes dans la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville indépendamment des contraintes neuromusculaires. Nos résultats sont en accord avec le fait que les contraintes directionnelles jouent un rôle dominant sur la stabilité des coordinations entre le poignet et la cheville alors que les contraintes neuromusculaires (et non la position de l'avant-bras) n'ont qu'un rôle secondaire. Il est important de noter cependant que nous ne pouvons pas exclure l'hypothèse selon laquelle des changements dans la nature des patrons d'activation musculaire peuvent survenir lors de la modification de la position de l'avant-bras. Toutefois, nos résultats montrent que les effets potentiels dus aux changements de posture ne peuvent expliquer les différences observées entre les différents patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction des patrons d'activation neuromusculaire FP et FD. Ainsi, il semble que la contribution des contraintes mécaniques (posture des avant-bras) à la stabilité et aux transitions de phase des patrons de coordination entre le poignet et la cheville peut être considérée comme équivalente pour chaque condition de couplage neuromusculaire.

Contrairement aux coordinations ipsilatérales entre le poignet et le coude (Buchanan et Kelso, 1993), dans la tâche utilisée ici, il n'y a pas d'interférence mécanique entre le poignet et la cheville. En effet, le mouvement actif de l'un n'induit pas de mouvement passif de l'autre. Cela suggère que nos résultats ne peuvent pas être expliqués par les contraintes biomécaniques (Dounskaia, 2005) et qu'un couplage d'une autre nature est responsable des diffé-

rences de stabilité entre les patrons de coordination (isodirectionnel et non-isodirectionnel) réalisés grâce à des patrons d'activation musculaire différents (FP et FD). En ce qui concerne la nature du couplage neuromusculaire, des travaux récents ont suggéré que les circuits neuronaux contrôlant l'activité des groupes musculaires fléchisseurs étaient couplés avec davantage de force que ceux contrôlant l'activité des groupes musculaires extenseurs (Dietz, 2003). En ce qui concerne la nature du couplage directionnel, Baldissera et al. (2002 ; Borroni, Cerri et Baldissera, 2004 ; Cerri, Borroni et Baldissera, 2003) ont montré que la phase des modulations cycliques du H-reflex qui se produisait dans les muscles de l'avant-bras non impliqué dans le mouvement au cours des mouvements rythmiques du pied était opposée selon que l'avant-bras était en position de pronation ou de supination. Ils ont soutenu l'idée selon laquelle ces changements de l'excitabilité du muscle fléchisseur carpi radialis (FCR) devraient favoriser les mouvements isodirectionnels, quels que soient les groupes musculaires impliqués. A la lumière de ces travaux, nos résultats plaident également en faveur de l'existence de processus dissociés responsables des couplages neuromusculaires et directionnels. Cette hypothèse est également en accord avec des études récentes en neurophysiologie. En effet, Steinberg, Donchin, Gribova, de Oliveira, Bergman et Vaadia (2002) ont montré que des cellules situées dans le cortex moteur permettaient de prédire avec précision la direction des mouvements pour des tâches de coordination unimanuelles aussi bien que bimanuelles, même dans le cas où les deux bras se déplacent dans des directions différentes. De plus, d'autres travaux ont montré que des populations de neurones situées dans le cortex moteur primaire et le cortex prémoteur ventral codent de l'information relative à la direction du mouvement dans l'espace de manière relativement indépendante de l'activité des groupes neuronaux codant les informations relatives à l'activité musculaire (Kakei, Hoffman et Strick, 1999, 2001, 2003).

1.2.4. Conclusion

Les résultats de cette expérience permettent de mieux comprendre le rôle joué par chacune des deux contraintes neuromusculaire et directionnelle sur la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville. Nos résultats corroborent une partie des résultats déjà observés dans la littérature. En effet, les contraintes directionnelles jouent un rôle dominant dans la stabilité des coordinations entre le poignet et la cheville. Toutefois, nos résultats montrent, pour la première fois à notre connaissance, que les contraintes neuromusculaires jouent également un rôle (de moindre importance) sur la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville. Il semblerait donc que le principe d'homologie musculaire déjà mis en évidence dans les coordinations impliquant des membres homologues comme les doigts ou les poignets

(pour une revue Swinnen, 2002) soit applicable également aux coordinations impliquant des membres non-homologues à condition que les couplages neuromusculaires soient redéfinis en fonction de l'isofonctionnalité des muscles impliqués dans le mouvement.

Dans la mesure où notre expérience montre que les contraintes neuromusculaires jouent un rôle dans les coordinations impliquant des membres non-homologues, c'est-à-dire des coordinations ayant été décrites dans la littérature comme dépendant exclusivement des contraintes directionnelles, il semble nécessaire d'étudier dans quelle mesure les contraintes directionnelles peuvent jouer un rôle sur la dynamique des coordinations bimanuelles décrites dans la littérature comme dépendantes exclusivement des contraintes neuromusculaires (Swinnen, 2002).

1.3. Interaction des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans la dynamique des coordinations bimanuelles (Salesse, Oullier et Temprado, 2005)

Jusqu'à une période récente, les contraintes neuromusculaires et directionnelles ont été étudiées isolément l'une de l'autre, dans des plans de mouvement différents (Swinnen et al., 1997 ; voir Swinnen, 2002 pour une revue). En effet, les contraintes neuromusculaires ont été majoritairement étudiées dans des coordinations impliquant des membres homologues dans le plan de mouvement transversal, alors que les contraintes directionnelles ont été majoritairement étudiées dans des coordinations impliquant des membres non-homologues dans le plan de mouvement sagittal. Toutefois, nous avons montré au cours de l'expérience précédente que pour ce qui concerne les coordinations entre le poignet et la cheville, les contraintes neuromusculaires et les contraintes directionnelles influençaient toutes deux (à des degrés d'importance différents) en coalition la dynamique de ces coordinations ipsilatérales. En effet, conformément aux résultats classiquement reportés dans la littérature, la contrainte directionnelle est dominante, mais la contrainte neuromusculaire joue également un rôle sur la stabilité des coordinations entre le poignet et la cheville. Ce résultat suggère que le fait de changer le plan de mouvement dans lequel les coordinations sont réalisées peut modifier la contribution relative des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans la dynamique des coordinations bimanuelles. La présente expérience a pour but de tester cette hypothèse. C'est-à-dire de manière plus spécifique que dans le plan de mouvement sagittal, réaliser des mouvements de membres homologues dans des directions identiques (isodirectionnel) ou opposées (non-isodirectionnel) devraient stabiliser ou perturber, respectivement, les coordinations rythmiques bimanuelles, relativement indépendamment des groupes musculaires activés simultanément (homologue ou non-homologue).

1.3.1. Méthode

1.3.1.1. Participants

Sept sujets adultes droitiers (4 femmes et 3 hommes) âgés de 22 à 30 ans (Moyenne = 26 ans) ont participé à l'expérience. Les participants n'étaient informés du but de l'étude qu'à la fin de l'expérience. Les participants ont signé une lettre de consentement avant l'expérience.

1.3.1.2. Dispositif expérimental

Les sujets étaient assis sur la chaise multiarticulée décrite au chapitre II. Le mouvement des mains était enregistré à la fréquence de 200 Hz à l'aide de potentiomètres linéaires dont l'axe de rotation coïncidait avec l'axe de rotation de chaque poignée (Figure 48). Le mouvement des mains était rythmé par un métronome auditif délivré par un buzzer placé en face des sujets.

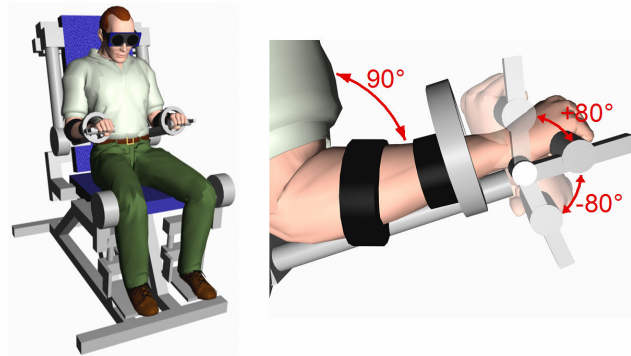


Figure 48 : Représentation du dispositif utilisé pour l'étude des coordinations bimanuelles à gauche et vue détaillée de la posture du bras, de l'avant-bras et de la main à droite

1.3.1.3. Procédure

Les sujets devaient effectuer des mouvements rythmiques bimanuels continus de haut en bas. Quatre variables indépendantes détaillées dans le deuxième chapitre ont été réparties aléatoirement dans l'expérience pour un total de 40 conditions expérimentales différentes : la direction relative du mouvement des membres (isodirectionnel ou non-isodirectionnel), le type de groupes musculaires activés simultanément (homologue ou non-homologue), la vision du mouvement des mains (avec vision ou sans vision) et la fréquence du mouvement (1 Hz, 1,5 Hz, 2 Hz, 2,5 Hz et 3 Hz).

Avant chaque essai, les sujets étaient informés de la posture qu'ils devaient adopter et de la direction relative des mouvements à produire. Ils avaient pour instruction de coordonner leurs mains de la manière la plus précise possible tout en respectant la direction relative du mouvement et la fréquence d'oscillation imposée par le métronome. Les mouvements devaient être continus. Les sujets ne devaient pas s'opposer à un changement de patron de coordination (Kelso, 1984) si cela devait leur permettre de produire les mouvements de manière plus confortable à la fréquence imposée par le métronome.

Chaque essai durait 15 secondes et 8 essais étaient réalisés par condition pour un total de 320 essais. Les participants disposaient de 10 secondes de repos entre chaque essai et d'une pause de 10 minutes tous les 80 essais.

1.3.1.4. *Analyse des données*

Une transformée rapide de Fourier réalisée sur les données brutes a révélé que le spectre de fréquence était essentiellement localisé en dessous de 4 Hz. Ces données ont donc été filtrées à l'aide d'un filtre Butterworth du second ordre avec deux passages. La fréquence de coupure du filtre était de 8 Hz. Une fois les données filtrées, elles étaient centrées autour de zéro puis normalisées dans l'intervalle $]-1 ; 1[$ avant l'analyse des variables dépendantes (Mottet & Bootsma, 1999).

La fréquence du mouvement effectif cycle à cycle (moyennée entre les deux mains) était calculée pour chaque essai puis transformée en score d'erreur. Ce dernier reflétait la différence entre la fréquence effective moyenne au cours d'un essai et la fréquence requise. Le seuil de significativité lors de l'analyse de cette variable était de $p < .2$ pour éviter les erreurs de type II (Abdi, 1987).

La phase relative entre les oscillations de la main droite et de la main gauche servait de mesure de la coordination bimanuelle. Grâce à un algorithme de détection de crêtes, la phase relative discrète a été calculée en utilisant la méthode de l'estimation par points avec la main droite prise comme référence (Zanone & Kelso, 1997).

La stabilité des patrons de coordination était calculée à l'aide du nombre de transitions de phase, du temps avant l'occurrence d'une transition et de la déviation standard de la phase relative pour les périodes précédant la transition. Afin d'identifier les transitions de phase (c'est-à-dire le changement abrupt d'un patron de coordination vers un autre), une interface graphique spécifique a été utilisée (Figure 39). Grâce à celle-ci, l'expérimentateur était informé quand la valeur moyenne de la phase relative au cours de trois cycles consécutifs quittait l'intervalle de $\pm 45^\circ$ autour la phase relative requise. La position des curseurs était alors placée à la dernière valeur de phase relative comprise dans cet intervalle. Cette valeur permettait de définir les périodes précédant et suivant la transition, c'est-à-dire juste avant et juste après que la phase relative passe d'un mode de coordination vers un autre plus stable. Cette procédure permettait donc de découper les essais en zones précédant et suivant la transition de phase (voir Carson et al., 1995 pour une méthode similaire).

Chaque participant réalisait huit essais pour chacune des quarante conditions. Ainsi, pour chaque sujet, dans chaque condition, la somme du nombre de transitions de phase correspondait à des valeurs allant de 0 à 8. Cette somme était alors transformée en pourcentage variant de 0% à 100%. Le pourcentage de transition de phase était alors transformé en utili-

sant la transformation racine carrée de l'arc sinus de manière à assurer l'homogénéité de la variance et la normalité de la distribution de l'erreur (Abdi, 1987).

Le temps avant transition correspondait pour chaque essai au temps séparant le début de l'essai de la fin de la période avant transition. Pour les essais dans lesquels aucune transition n'était observée au cours de la période d'observation, le temps avant transition correspondait au temps total de l'essai (c'est-à-dire 15s ; voir Monno et al., 2000 pour une méthode similaire). La variabilité des patrons de coordination était calculée à partir de la déviation standard de la phase relative. Finalement, l'erreur absolue de la phase relative était utilisée comme un indicateur de la précision des coordinations bimanuelles. L'erreur absolue correspondait à la valeur absolue de la différence entre la phase relative moyenne au cours d'un essai et la phase relative requise.

Le temps avant transition, la déviation standard (SD) et l'erreur absolue (EA) de la phase relative étaient calculés pour les périodes précédant la transition. La normalité de la distribution des valeurs de l'erreur absolue de la phase relative et la variabilité correspondante a été testée. Les essais ne satisfaisant pas le critère d'uniformité (testé à l'aide d'une loi normale avec un intervalle de confiance de 95% ; Abdi, 1987) et les essais dont les valeurs initiales de phase relative correspondaient à des valeurs de phase relative suivant une transition étaient exclus de l'analyse de variance. En utilisant cette méthode, 43 essais (sur un total de 2240) ont été exclus. Une Anova 2 x 2 x 2 x 5 (Direction x Activation Musculaire x Vision x Fréquence) avec mesures répétées a été réalisée sur les valeurs transformées du pourcentage de transition de phase, sur le temps avant transition, sur la déviation standard et sur l'erreur absolue de la phase relative. Le seuil de significativité était de $p < .05$ (Abdi, 1987). Les décompositions post-hoc des interactions ont été réalisées à l'aide des moyennes issues du test de Newman-Keuls. Finalement, l'intensité des effets (IE), correspondant à la proportion de variance des variables dépendantes due aux variables indépendantes, a été calculée en utilisant la mesure du ω^2 (Winer, Brown & Michels, 1991)¹⁶.

¹⁶ Le coefficient de détermination ω^2 correspond à la proportion de variance de la variable dépendante expliquée par la variable indépendante. $\omega^2 = \frac{SC_{entre} - (k-1) \times CM_{dans}}{SC_{totale} + CM_{dans}}$ où SC est la somme des carrés, CM est le carré

moyen, et k est le nombre de groupes formé par les modalités de la variable indépendante. Le Oméga-carré (ω^2) varie normalement de 0 à 1, mais peut-être parfois négatif quand le rapport F est proche ou inférieur à 1. Cohen (1969) a montré que le ω^2 était grand lorsqu'il était supérieur à 0.15, moyen entre 0.15 et 0.06 et petit dans les autres cas.

1.3.2. Résultats

1.3.2.1. Fréquence effective du mouvement

Nous avons vérifié dans un premier temps dans quelle mesure les sujets effectuaient les mouvements d'oscillation des mains à la fréquence imposée par le métronome. La différence entre la fréquence imposée et celle effectivement suivie par les participants était généralement faible pour chaque condition (environ 0,065 Hz en moyenne) indiquant que les sujets suivaient globalement la fréquence imposée. Ces données ont été analysées à l'aide d'une Anova 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 2 (Vision) x 5 (Fréquence) avec mesures répétées sur l'ensemble des facteurs. Cette analyse a révélé un effet significatif de l'interaction Activation Musculaire x Fréquence ($F(4,24)=1.71$, $p<.2$; $IE<0$). La décomposition de cette interaction réalisée avec le test post-hoc de Newman-Keuls montre que les deux types d'activation musculaire sont significativement différents à 3 Hz ($p<.2$; différence entre la fréquence de mouvement des deux types d'activation musculaire = 0,046 Hz) et que l'activation simultanée des muscles non-homologues présente le plus haut score de déviation par rapport à la fréquence imposée (0.10 Hz).

1.3.2.2. Pourcentage de transitions de phase

Une ANOVA 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 2 (Vision) x 5 (Fréquence) avec mesures répétées a révélé un effet significatif de la Direction ($F(1,6)=6.02$, $p<.05$; $IE=0,05$), de l'Activation Musculaire ($F(1,6)=6.29$, $p<.05$; $IE=0,02$), de la Fréquence ($F(4,24)=35.5$, $p<.001$; $IE=0,4$) et de l'interaction Direction x Fréquence ($F(4,24)=7.29$, $p<.001$; $IE=0,06$). Le nombre de transitions était plus grand pour le couplage musculaire non-homologue que pour le couplage musculaire homologue (respectivement 61,5% et 38,5%). L'analyse de l'interaction Direction x Fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que le patron de coordination non-isodirectionnel présentait plus de transitions que le patron de coordination isodirectionnel à 2,5 Hz et 3 Hz. De plus, la décomposition de l'effet montre également que pour le patron isodirectionnel, le nombre de transitions de phase augmente de 1 Hz et de 1,5 Hz à 2,5 Hz et 3 Hz ($p<.05$). Pour le patron non-isodirectionnel, le nombre de transitions de phase augmente (a) de 1 Hz à 2 Hz, 2,5 Hz, et 3 Hz, (b) de 1,5 Hz et 2 Hz à 2,5 Hz et 3 Hz, et (c) de 2,5 Hz à 3 Hz (Figure 49).

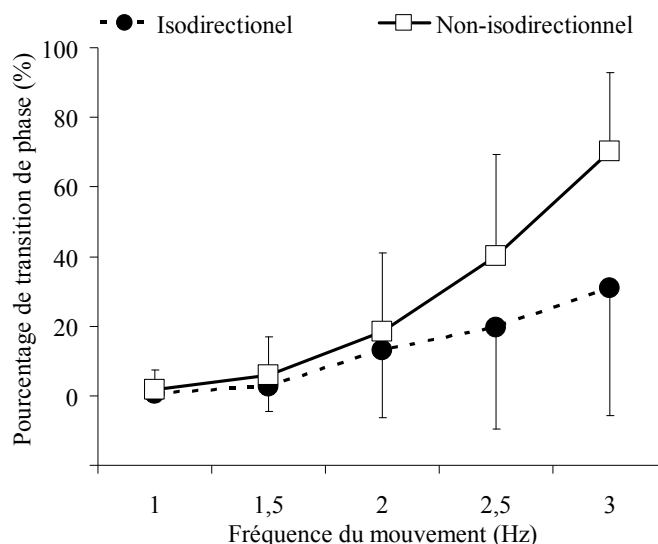


Figure 49 : Pourcentage moyen de transitions de phase réalisé pour chacune des cinq fréquences d'oscillation à la fois pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel.

1.3.2.3. Temps avant transition

Une ANOVA 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 2 (Vision) x 5 (Fréquence) avec mesures répétées a été réalisée sur les valeurs de temps avant transition obtenues pour chaque sujet dans chacune des conditions. Cette analyse a révélé un effet significatif de la Fréquence ($F(4,24)=22.5$, $p<.001$; $IE=0,34$) et de l'interaction Direction x Fréquence ($F(4,24)=2.7$, $p<.05$; $IE=0,02$). L'analyse de la décomposition de l'interaction Direction x Fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que le temps avant la transition décroissait significativement entre 2 Hz et 3 Hz pour le patron non-isodirectionnel et qu'il était significativement plus faible pour le patron non-isodirectionnel que pour le patron de coordination isodirectionnel de 2,5 Hz à 3 Hz. L'observation de la Figure 50 révèle que le temps avant transition moyen est près de 15 s à 1 Hz, 1,5 Hz et 2 Hz à la fois pour le patron isodirectionnel et le patron non-isodirectionnel. Ceci confirme le fait que peu de transitions ont été observées à ces fréquences (Figure 49) et explique la valeur moyenne proche de 15 s et la très faible variabilité. De plus, quand des transitions se produisaient, elles apparaissaient tardivement au cours de l'essai (Figure 50).

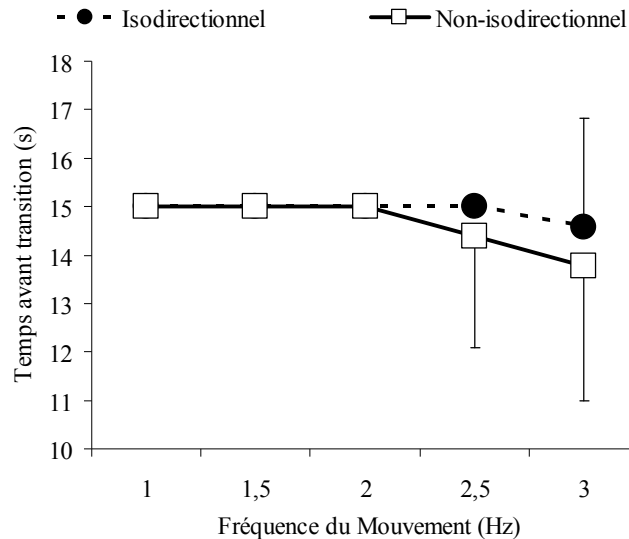


Figure 50 : Valeurs moyennes du temps avant transition calculées pour chaque fréquence d'oscillation et pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel.

1.3.2.4. Déviation standard de la phase relative

Une ANOVA 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 2 (Vision) x 5 (Fréquence) à mesures répétées a été réalisée sur les valeurs de la déviation standard de la phase relative obtenues pour chaque sujet dans chacune des conditions. L'analyse a révélé un effet significatif de la Direction ($F(1,6)=21.64$, $p<.01$; $IE=0,23$), de l'Activation Musculaire ($F(1,6)=9.87$, $p<.05$; $IE=0,02$), de la Vision ($F(1,6)=8.62$, $p<.05$; $IE=0,01$), de la Fréquence ($F(4,24)=39.7$, $p<.001$; $IE=0,36$), et de l'interaction Direction x Activation Musculaire ($F(1,6)=16.66$, $p<.01$; $IE=0,01$). La variabilité de la phase relative augmente avec la fréquence sauf de 2,5 Hz à 3 Hz. L'analyse de la décomposition de l'interaction Direction x Activation Musculaire réalisée avec le test de Newman-Keuls a révélé que les patrons de coordination isodirectionnels étaient plus stables que les patrons de coordination non-isodirectionnels quelle que soit l'activation musculaire associée. Enfin, l'activation musculaire non-homologue était moins stable que l'activation musculaire homologue pour les patrons de coordination isodirectionnels mais pas pour les patrons de coordination non-isodirectionnels (Figure 51).

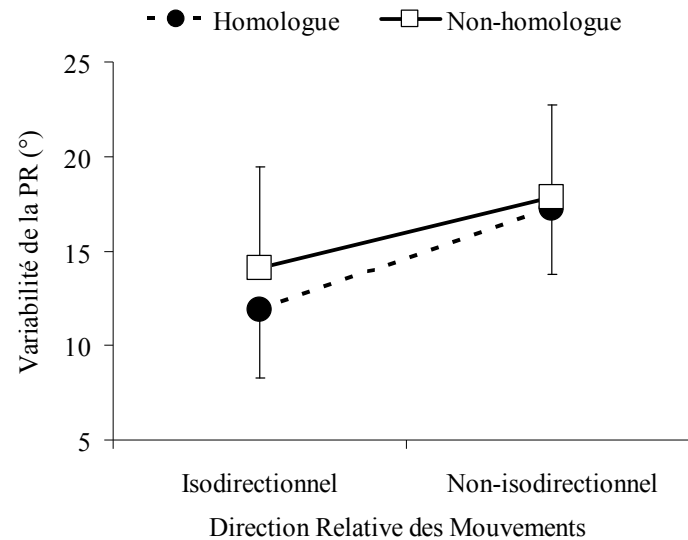


Figure 51 : La déviation standard moyenne de la phase relative calculée pour les mouvements isodirectionnels et non-isodirectionnels impliquant l'activation des groupes musculaires homologues ou non-homologues.

1.3.2.5. Erreur absolue de la phase relative

Une ANOVA 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 2 (Vision) x 5 (Fréquence) à mesures répétées a été réalisée sur les valeurs de l'erreur absolue de la phase relative obtenues pour chaque sujet dans chacune des différentes conditions expérimentales. L'analyse a révélé un effet significatif de la Direction ($F(1,6)=10.67$, $p<.01$; IE=0,10), de la Fréquence ($F(4,24)=14.42$, $p<.001$; IE=0,17), et de l'interaction Direction x Fréquence ($F(4,24)=4.47$, $p<.01$; IE=0,06). L'analyse de la décomposition de l'interaction Direction x Fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que l'erreur absolue de la phase relative était plus importante pour les patrons non-isodirectionnels que pour les patrons isodirectionnels à 2 Hz, 2,5 Hz et 3 Hz. De plus, pour les mouvements non-isodirectionnels, l'erreur absolue de la phase relative augmentait significativement (a) de 1,5 Hz à 2 Hz, 2,5 Hz et 3 Hz, (b) de 2 Hz à 2,5 Hz et 3 Hz et (c) de 2,5 Hz à 3 Hz ($p<.05$). Pour les patrons isodirectionnels, aucune différence significative n'a été observée entre les différentes fréquences (Figure 52).

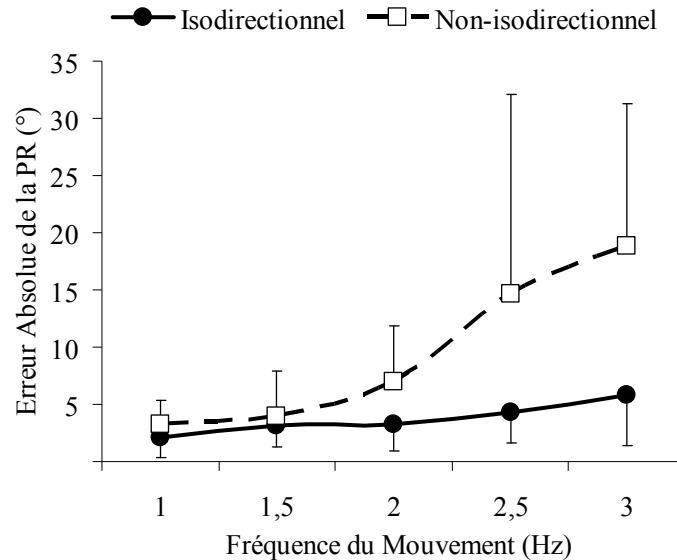


Figure 52 : Erreur absolue moyenne de la phase relative calculée pour chaque fréquence de mouvement à la fois pour les patrons de coordination isodirectionnel et non-isodirectionnel.

1.3.3. Discussion

Cette expérience avait pour but d'étudier l'interaction des contraintes neuromusculaires et directionnelles sur les coordinations rythmiques bimanuelles réalisées dans le plan de mouvement sagittal. Des études récentes ont suggéré que la réalisation de coordinations rythmiques entre des membres non-homologues dans le plan de mouvement sagittal favorisait la prédominance de la contrainte directionnelle (Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Carson et al., 1995 ; Kelso, Buchanan et Wallace, 1991 ; Kelso et Jeka, 1992 ; Temprado et al., 2003 ; Salesse, Temprado et Swinnen, 2005). Dans la présente expérience, nous avons émis l'hypothèse selon laquelle lorsque des coordinations rythmiques bimanuelles sont réalisées dans le plan de mouvement sagittal, la contrainte directionnelle devrait jouer un rôle déterminant dans la stabilité des patrons de coordination. La contrainte neuromusculaire (c'est-à-dire la préférence pour l'activation simultanée des groupes musculaires homologues) devrait également avoir une influence sur la précision et la stabilité de la dynamique des coordinations bimanuelles mais ce rôle devrait être secondaire par rapport à celui joué par la contrainte directionnelle.

L'analyse de la stabilité de la coordination a révélé que la fréquence d'oscillation des membres avait un effet significatif sur les trois indices de stabilité (c'est-à-dire le pourcentage de transitions de phase, le temps avant transition, et la variabilité de la phase relative). De très nombreuses études reportent un effet similaire de la fréquence de mouvement sur la stabilité des coordinations bimanuelles (pour des revues, Kelso, 1995 ; Swinnen, 2002). L'analyse du

pourcentage de transition de phase a révélé à la fois un effet de la contrainte directionnelle et de la contrainte neuromusculaire. Le calcul de l'intensité des effets a révélé que ces deux facteurs contribuent de manière similaire à l'apparition des transitions de phase. En effet et de manière plus spécifique, en ce qui concerne la contrainte directionnelle, les transitions de phase se produisent de manière prédominante des patrons non-isodirectionnels vers les patrons isodirectionnels. Ce résultat est en accord avec ceux observés dans les coordinations entre le poignet et la cheville réalisées dans le même plan de mouvement (Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Carson et al., 1995). Toutefois, des transitions du patron de coordination isodirectionnel vers le patron non-isodirectionnel ont été observées aux deux plus hautes fréquences et majoritairement depuis le couplage neuromusculaire non-homologue vers le couplage neuromusculaire homologue. Ce résultat est en accord avec de précédentes études sur les coordinations intra-segmentaires entre le poignet et le coude (Buchanan et Kelso, 1993 ; Kelso, Buchanan et Wallace, 1991). En ce qui concerne la contrainte neuromusculaire, les transitions de phase se produisent principalement des patrons caractérisés par l'activation simultanée des groupes musculaires non-homologues vers ceux caractérisés par l'activation simultanée des muscles homologues. Toutefois, nous avons également observé des transitions depuis les patrons homologues vers les patrons non-homologues mais correspondant majoritairement à des transitions depuis le patron non-isodirectionnel vers le patron isodirectionnel. Il est important de noter que ce résultat diffère de ceux observés dans la littérature portant sur les coordinations bimanuelles dans la mesure où des transitions de phase vers l'antiphase ne sont jamais observées (Kelso, 1984 ; Monno et al., 2000 ; Riek, Carson et Byblow, 1992). La raison pour laquelle cette différence entre nos résultats et ceux rapportés dans la littérature est observée reste incertaine. Cependant, ce résultat suggère l'existence d'une compétition entre deux contraintes dont l'une tend à stabiliser et l'autre à déstabiliser en fonction de la direction du mouvement réalisée et du couplage neuromusculaire associé. Une interprétation serait que, lorsque les sujets réalisent des coordinations bimanuelles dans le plan de mouvement transverse, la force du couplage bimanuel ne résulterait pas seulement de l'activation simultanée des groupes musculaires homologues mais aussi des mouvements dans des directions opposées par rapport au plan sagittal médian du corps (voir Mechsner et al., 2001 ; Temprado et al., 2003 pour confirmation). Ainsi, lorsque les coordinations bimanuelles sont réalisées dans le plan de mouvement sagittal, l'effet de la préférence aux mouvements en symétrie miroir disparaît. La force du couplage dû à l'activation simultanée des groupes musculaires homologues est moins importante que dans le plan de mouvement transversal. Cela pourrait expliquer l'existence de transitions de phase depuis des patrons impliquant l'activation simultanée des

groupes musculaires homologues vers des patrons nécessitant l'activation simultanée des groupes musculaires non-homologues. L'analyse de la variabilité de la phase relative a confirmé que les patrons non-isodirectionnels étaient plus variables que les patrons isodirectionnels. De plus, les patrons de coordination réalisés avec l'activation simultanée des groupes musculaires non-homologues étaient plus variables que ceux réalisés avec l'activation simultanée des muscles homologues, sauf dans le cas de mouvements non-isodirectionnels. Il est intéressant de noter que l'analyse de l'intensité des effets a révélé une influence prépondérante de la direction sur l'activation musculaire. Enfin, nous pouvons remarquer que la direction du mouvement influence le temps avant transition alors que le type d'activation musculaire n'affecte pas significativement cette variable, ni en tant qu'effet principal, ni en interaction avec une autre variable. Ces résultats confirment notre hypothèse selon laquelle, dans le présent contexte expérimental, une dominance de la contrainte directionnelle sur la contrainte neuromusculaire est observée dans la stabilité des coordinations rythmiques bimanuelles.

La précision des patrons est influencée à la fois par la contrainte directionnelle et la contrainte neuromusculaire. En effet, à hautes fréquences de mouvement, l'observation de l'évolution de l'erreur absolue de la phase relative montre que l'exécution des patrons bimanuels était plus précise pour la condition isodirectionnelle que pour la condition non-isodirectionnelle. Ces résultats sont consistants avec ceux observés par Park, Collins et Turvey (2001), suggérant que dans les coordinations bimanuelles, la contrainte spatiale (directionnelle) influençait la précision des patrons de coordination. Pourtant, nos résultats ne confirment pas l'hypothèse de Park, Collins et Turvey (2001) selon laquelle les contraintes spatiales sont exclusivement responsables de la précision des patrons de coordination (c'est-à-dire le décalage de phase). En effet, dans la présente étude, les contraintes directionnelles influencent à la fois la stabilité et la précision des patrons de coordination.

A la lumière de ces résultats, nous pouvons conclure que la contrainte directionnelle était dominante sur la contrainte neuromusculaire pour la stabilité des patrons de coordination. De plus la contrainte neuromusculaire influençait de manière secondaire la dynamique des coordinations bimanuelles dans le plan de mouvement sagittal (Kelso, 1984 ; Monno et al., 2000 ; Riek, Carson et Byblow, 1992). En effet, les patrons de coordination caractérisés par l'activation simultanée des muscles homologues étaient plus stables et présentaient moins de transitions que ceux dans lesquels les groupes musculaires non-homologues étaient activés simultanément. Nous ne pouvons cependant pas exclure l'hypothèse selon laquelle, en modifiant l'orientation de l'avant-bras, les modalités d'activation musculaire aient été modifiées. Nous ne pouvons pas non plus exclure la possibilité que l'effet de la direction puisse être mo-

difié, au moins partiellement, par des changements subtils dans la nature des patrons d'activation musculaire responsables des mouvements du poignet dans chaque condition (Carson et al., 2000) (Figure 51). Néanmoins, puisqu'aucune différence significative n'a été observée entre les conditions de pronation/pronation et supination/supination sur la stabilité des patrons de coordination (Temprado et al., 2003), les changements éventuels dans les patrons d'activation musculaire semblent avoir des conséquences non observables au niveau de la coordination dans le contexte expérimental présent. Ces résultats doivent être mis en relation avec ceux observés lors d'études récentes sur les coordinations entre la main et le pied (Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Carson et al., 1995 ; Salesse et Temprado, 2005 ; Salesse, Temprado et Swinnen, 2005), entre le bras et la jambe (Jeka et Kelso, 1995 ; Kelso et Jeka, 1992) et entre le poignet et le coude (Kelso, Buchanan et Wallace, 1991 ; Buchanan et Kelso, 1993). Dans ces travaux, les mouvements étaient réalisés dans le plan de mouvement sagittal et les résultats montraient que la contrainte directionnelle (c'est-à-dire la contrainte due à la direction relative des membres en déplacement) — davantage que la contrainte neuromusculaire (c'est-à-dire la contrainte due au type d'activation musculaire) — était le facteur principal déterminant la stabilité des coordinations et les changements de patrons de coordination. Les résultats de notre étude corroborent ces observations et montrent que la dynamique des coordinations bimanuelles, comme celle des coordinations entre le poignet et la cheville, est le résultat d'une coalition des contraintes directionnelles et neuromusculaires.

1.3.4. Conclusion

Nous observons une différence importante entre les résultats de cette étude et ceux observés lorsque les coordinations bimanuelles sont réalisées dans le plan transverse (par exemple, Kelso, 1984 ; Monno et al., 2000 ; Riek, Carson et Byblow, 1992). Notre étude renforce l'hypothèse selon laquelle les mouvements coordonnés émergent d'une coalition de contraintes issues d'origines diverses (Kelso et al., 2001 ; Oullier et al., 2003a,b ; Temprado et al., 2003) et dépendant du contexte de réalisation de la tâche (e.g. le plan de mouvement). En effet, les résultats actuels tendent à confirmer l'existence d'une dépendance au contexte quant à la coalition des contraintes. Ils suggèrent que la contribution relative des contraintes neuromusculaires et directionnelles à cette coalition varient d'un plan de mouvement à un autre (voir aussi Serrien et al., 1999 ; Temprado et al., 2003).

Les résultats plaident également en faveur de l'existence de processus dissociés au niveau du codage directionnel et neuromusculaire dans les coordinations bimanuelles réalisées dans le plan de mouvement sagittal (voir Temprado et Swinnen, 2005 ; Temprado, Swinnen,

Coutton-Jean et Salesse, sous presse, pour une conclusion convergente dans une situation d'apprentissage).

Les supports neurophysiologiques de la contrainte directionnelle restent toutefois mal connus (Debaere, Wenderoth, Sunaert, Van Hecke et Swinnen, 2003 ; pour une revue, Debaere et al., 2001). Des données neurophysiologiques récentes suggèrent cependant que les contraintes spatiales observées dans la production des mouvements unimanuels et bimanuels (Kakei, Hoffman et Strick, 1999, 2001, 2003 ; Paz et Vaadia, 2004 ; Steinberg et al., 2002) aussi bien que dans la production des mouvements entre la main et le pied (Baldissera et al., 2002 ; Borroni, Cerri et Baldissera, 2004) seraient situées au niveau efférent. Steinberg et al. (2002) ont montré quant à eux que des cellules spécifiques situées dans le cortex moteur prédisaient avec précision la direction du mouvement pour les mouvements unimanuels et bimanuels même lorsque les deux bras se déplaçaient simultanément dans des directions différentes. De plus, d'autres études ont mis en évidence que des groupes de cellules situées dans le cortex moteur primaire et cortex prémoteur ventral étaient excitables par l'information relative à la direction du mouvement dans l'espace indépendamment de l'activité des groupes de cellules excitables par l'information relative à l'activation musculaire (Kakei, Hoffman et Strick, 1999, 2001, 2003 voir également Paz et Vaadia, 2004 pour des résultats équivalents au cours d'une tâche d'apprentissage).

Nous avons montré au cours des deux expériences précédentes qu'indépendamment du type de membres impliqués dans le mouvement (homologue ou non-homologue), la contrainte directionnelle est dominante par rapport à la contrainte neuromusculaire sur la dynamique des coordinations dans le plan de mouvement sagittal. Nous allons donc étudier au cours de l'expérience suivante dans quelle mesure le plan de mouvement peut être responsable de la dominance de la contrainte directionnelle dans le plan de mouvement sagittal et de la dominance de la contrainte neuromusculaire dans le plan de mouvement transversal.

2. Rôle du plan de mouvement comme médiateur de la coalition des contraintes directionnelles et neuromusculaires dans les coordinations bimanuelles

Au cours des deux expériences précédentes, nous avons étudié le rôle joué par les contraintes directionnelles et neuromusculaires sur la stabilité et la précision des patrons de coordination multi-segmentaires. Dans chacun de ces deux paradigmes, nous avons mis en évidence que les deux contraintes, neuromusculaire et directionnelle, stabilisaient ou déstabilisaient en coopération ou en compétition les patrons de coordination. Nous avons également montré que le poids de ces contraintes était différent selon que le mouvement était réalisé dans le plan de mouvement transversal (dominance neuromusculaire) ou sagittal (dominance directionnelle). Au cours d'une autre expérience réalisée au sein du groupe de recherche de J.J. Temprado (Temprado, Swinnen, Coutton-Jean et Salesse, sous presse), nous avons testé le transfert d'apprentissage depuis le plan de mouvement transversal vers le plan de mouvement sagittal. Les résultats ont montré que seuls les patrons de coordination ayant une phase relative directionnelle identique à celle du patron appris étaient transférés indépendamment du type d'activation musculaire associé. De plus, lorsque la phase relative spatiale des patrons était la même que celle du patron appris, les patrons caractérisés par une phase relative neuromusculaire identique à celle du patron appris étaient mieux transférés. Cette étude montre que le transfert d'apprentissage s'effectuait exclusivement entre les patrons qui présentaient le même degré de symétrie par rapport au plan sagittal médian du corps. Ces résultats ont suggéré que le degré de symétrie par rapport au plan sagittal médian pouvait être une contrainte influençant la dynamique des coordinations bimanuelles davantage que la direction relative des membres dans un espace extérieur au sujet. Cette hypothèse est audacieuse puisqu'elle va à l'encontre de la conception classique développée dans les travaux sur la contrainte directionnelle dans les coordinations inter-segmentaires (e.g. Swinnen et al., 1998 ; Swinnen, 2002 pour une revue).

Pour vérifier cette hypothèse, au cours de la présente expérience, nous avons étudié de manière plus spécifique le rôle joué par le plan de mouvement dans lequel sont réalisées les coordinations sur la dynamique spontanée des coordinations bimanuelles. Pour cela, nous avons manipulé le plan de mouvement depuis le plan transversal vers le plan sagittal à l'aide de deux positions des avant-bras intermédiaires (à la fois en posture similaire et dissimilaire) dans une tâche de coordination bimanuelle quasi identique à celle utilisée lors d'une expérience précédente (chapitre III.1.3 ; Salesse, Oullier et Temprado, 2005). Nous avons donc proposé deux « routes » d'évolution des plans de mouvement depuis le plan transversal vers le

plan sagittal (pour un récapitulatif voir Tableau 7). La première route conservait la similarité des postures des avant-bras (c'est-à-dire de neutre/neutre vers pronation/pronation, Tableau 5).

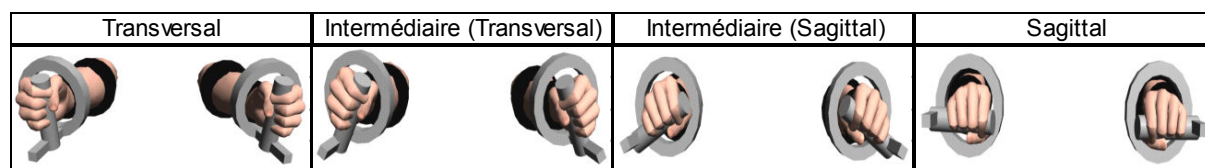


Tableau 5 : Détail des postures correspondant à la route similaire

La seconde route était une route de rupture de symétrie des postures (c'est-à-dire de neutre/neutre vers pronation/supination, Tableau 6).

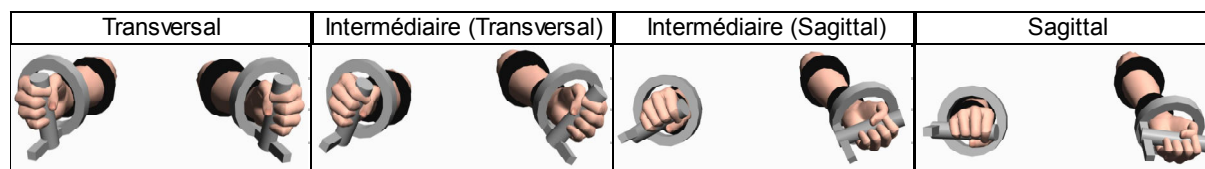


Tableau 6 : Détail des postures correspondant à la route dissimilaire

Nous avons alors émis les hypothèses suivantes :

(1) Conformément aux résultats rapportés dans la littérature sur les coordinations bi-manuelles, dans le plan transversal, les patrons de coordination non-isodirectionnels résultant de l'activation simultanée des muscles homologues devraient être plus stables et plus précis que les mouvements isodirectionnels.

(2) Conformément aux résultats obtenus par Salesse, Oullier et Temprado (2005), dans le plan de mouvement sagittal, les patrons de coordination isodirectionnels devraient être plus stables et plus précis que les mouvements non-isodirectionnels quels que soient les patrons d'activation musculaire associés (homologue ou non-homologue).

(3a) De manière plus spécifique, nous faisons l'hypothèse de n'observer aucune transition de phase ni perte de stabilité lorsque l'on passe d'un patron non-isodirectionnel produit par l'activation simultanée des muscles homologues dans le plan transversal à un patron isodirectionnel produit par l'activation simultanée des muscles homologues dans le plan de mouvement sagittal (dans ce cas, les deux avant-bras sont dans des positions similaires). En revanche, nous nous attendons à observer des transitions de phase et une perte de stabilité lorsque l'on passe d'un patron non-isodirectionnel produit par l'activation simultanée des muscles homologues dans le plan transversal à un patron non-isodirectionnel produit par l'activation simultanée des muscles homologues dans le plan de mouvement sagittal (dans ce cas, les deux

avant-bras sont dans des positions dissimilaires). En effet, les résultats observés par Salesse, Oullier et Temprado (2005) ont montré que dans le plan de mouvement sagittal, les patrons non-isodirectionnels étaient moins stables et transitaient plus que les patrons isodirectionnels.

(3b) Si l'on définit a priori la direction relative des membres d'un point de vue extérieur au sujet, on peut prédire que les mouvements non-isodirectionnels seront plus stables et plus précis dans le plan de mouvement transversal que les mouvements isodirectionnels. Inversement, les mouvements isodirectionnels seront plus stables et plus précis dans le plan de mouvement sagittal que les mouvements non-isodirectionnels.

Afin de tester nos hypothèses, nous avons réalisé une expérience dans laquelle nous avons manipulé le plan de mouvement à l'aide de la position des avant-bras. Nous avons testé différentes positions caractérisées par la posture des avant-bras. Soit les deux avant-bras étaient en position neutre, soit ils étaient tournés de manière symétrique ou dissymétrique avec un pas de 30°. Cela fait un total de 13 positions différentes. Compte tenu du fait qu'en posture similaire (pronation / pronation ou supination / supination) ou en posture dissimilaire (pronation / supination ou supination / pronation), aucune différence significative d'intérêt n'était observée sur les variables dépendantes en fonction des modifications de posture des avant-bras (cf. expérience contrôle), nous avons réduit le plan expérimental à 7 positions. Le but de cette expérience était d'étudier le rôle joué par le plan de mouvement (transversal, sagittal ou intermédiaire) sur la coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles.

2.1. Méthode

2.1.1. Participants

Cinq adultes droitiers (2 Femmes et 3 Hommes) âgés de 21 à 27 ans (Moyenne = 24 ans) étudiants à l'Université de la Méditerranée ont participé à l'expérience. Les sujets n'étaient informés du but de l'expérience qu'à la fin de l'ensemble des essais.

2.1.2. Dispositif expérimental

Les sujets étaient placés sur le dispositif expérimental d'étude des coordinations inter-segmentaires détaillé dans le chapitre II. Le mouvement des mains était rythmé par un métronome auditif délivré par un buzzer placé en face des participants.

2.1.3. Procédure

Les sujets devaient effectuer des mouvements rythmiques bimanuels continus de flexion et d'extension des poignets. Trois variables indépendantes étaient manipulées : 1) le

patron d'activation neuromusculaire (homologue ou non-homologue), 2) la position des avant-bras (les deux avant-bras en position neutre ce qui correspond à des mouvements des poignets dans le plan transversal ; les deux avant-bras tournés en pronation de 30°, de 60° ou de 90°, ce dernier cas correspond à des mouvements réalisés dans le plan sagittal, c'est-à-dire de haut en bas ; l'avant-bras droit tourné en supination et l'avant-bras gauche tourné en pronation de 30°, de 60° ou de 90°, ce dernier cas correspond à des mouvements réalisés dans le plan sagittal), et 3) la fréquence d'oscillation des poignets (1 Hz, 2 Hz ou 3 Hz) pour un total de 42 conditions expérimentales réparties aléatoirement (Tableau 7).





















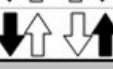


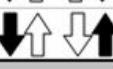


















Activation Musculaire	Posture	Position	Représentation	Schéma	Mouvement	Symétrie	Direction	Plan
H	S	N/N				S	NI	Transversal
NH	S	N/N				D	I	Transversal
H	S	P/P 30°				S	Inter	Intermédiaire Transversal
NH	S	P/P 30°				D	Inter	Intermédiaire Transversal
H	S	P/P 60°				S	Inter	Intermédiaire Sagittal
NH	S	P/P 60°				D	Inter	Intermédiaire Sagittal
H	S	P/P 90°				S	I	Sagittal
NH	S	P/P 90°				D	NI	Sagittal
H	D	P/S 30°				D	NI	Intermédiaire Transversal
NH	D	P/S 30°				D	I	Intermédiaire Transversal
H	D	P/S 60°				D	NI	Intermédiaire Sagittal
NH	D	P/S 60°				D	I	Intermédiaire Sagittal
H	D	P/S 90°				D	NI	Sagittal
NH	D	P/S 90°				S	I	Sagittal

Tableau 7 : Tableau résumant les différentes conditions expérimentales testées en fonction du type de couplage neuromusculaire et de la posture des avant-bras. Ce tableau détaille l'ensemble des caractéristiques neuromusculaires, posturales, de la position, du degré de symétrie du mouvement par rapport au plan sagittal médian du corps, de la direction relative des membres dans l'espace d'un point de vue extérieur au sujet et du plan de mouvement. L'activation musculaire est soit homologue (H) soit non-homologue (NH). La posture des avant-bras est soit similaire (S) soit dissimilaire (D). La position des avant-bras est soit neutre/neutre (N/N), soit pronation de 30°, 60° ou 90° pour chaque bras (respectivement P/P 30°, P/P 60° et P/P 90°), soit pronation de 30°, 60° ou 90° du bras droit et supination de 30°, 60° ou 90° du bras gauche (respectivement P/S 30°, P/S 60° et P/S 90°). Le schéma représente la posture associée au plan de mouvement et sera rappelé dans les résultats. La colonne mouvement représente le sens du mouvement pour chaque condition, les mouvements simultanés sont représentés d'une même couleur (noir ou blanc). La symétrie est soit symétrique (S) soit dissymétrique (D). La direction relative des mouvements est soit isodirectionnelle (I), soit non-isodirectionnelle (NI) soit intermédiaire (inter). Enfin, le plan de mouvement est soit transversal, soit sagittal, soit intermédiaire à dominance transversale ou sagittale.

Avant chaque essai, les sujets étaient informés de la posture qu'ils devaient adopter et du patron d'activation musculaire à réaliser. Les consignes étaient les mêmes que pour les expériences précédentes (voir le chapitre II pour des détails sur la procédure).

Chaque essai durait 20 secondes et 8 essais étaient réalisés dans chacune des conditions pour un total de 336 essais. Les participants disposaient de 10 secondes de récupération entre chaque essai et d'une pause de 10 minutes tous les 84 essais.

Cette expérience présente la particularité de croiser les plans de mouvements (transversal, intermédiaire à dominante transversale, intermédiaire à dominante sagittale et sagittal) avec les contraintes neuromusculaires dues à l'activation simultanée ou alternée des muscles homologues. De plus, cette expérience, en testant différents plans de mouvement, teste également différentes configurations spatiales permettant de mettre en évidence l'effet de la direction du mouvement. L'ensemble de ces configurations est résumé dans le Tableau 7.

Enfin, les résultats seront présentés en fonction des hypothèses que nous avons émises. C'est-à-dire que nous testerons 1) l'effet des contraintes neuromusculaires dans le plan transversal afin de comparer nos résultats avec ceux reportés dans la littérature sur la dynamique des coordinations bimanuelles dans ce plan de mouvement. 2) Nous testerons l'effet des contraintes neuromusculaires et directionnelles sur la dynamique des coordinations bimanuelles dans le plan de mouvement sagittal (cf. expérience 1.2). Puis 3a) nous comparerons l'effet des contraintes neuromusculaires et planaires sur chacune des deux routes que nous avons prédéfinies : similaire (du transversal en position neutre/neutre pour arriver au sagittal en position de pronation/pronation) ou dissimilaire (du transversal en position neutre/neutre pour arriver au sagittal en position de pronation/supination). Enfin 3b) nous comparerons deux à deux les positions ayant des valeurs angulaires absolues identiques, c'est-à-dire pronation (30°)/pronation (30°) avec pronation (30°)/supination (30°), pronation (60°)/pronation (60°) avec pronation (60°)/supination (60°), et pronation (90°)/pronation (90°) avec pronation (90°)/supination (90°) de manière à tester séparément le rôle de la contrainte directionnelle (et celui de la contrainte de symétrie) par rapport au plan sagittal médian du corps.

2.1.4. Variables dépendantes

Nous avons analysé la fréquence effective qui rend compte de la différence entre la fréquence imposée par le métronome et la fréquence effectivement suivie par les sujets. Nous avons ensuite analysé le pourcentage de transition de phase transformé à l'aide de la méthode de l'arc sinus (cf. Cadre Méthodologique). Ici, l'analyse du pourcentage de transitions de

phase ne concerne que les transitions de phase abruptes et spontanées depuis le patron initialement demandé vers un patron plus stable (classiquement de 180° à 0° de phase relative). Nous avons également analysé le temps séparant le début de l'essai de la perte du patron initialement demandé. Le temps avant la transition est un indicateur de la stabilité et de la robustesse des patrons de coordination. Trois types de transitions ont été observés : les transitions de phase du patron initial vers un autre patron plus stable, les « sauts » de phase de 360° caractéristiques de la perte d'un cycle de mouvement de l'un des membres, et les coordinations relatives et dérives caractéristiques de l'absence de coordination et marquées quelquefois de restabilisations temporaires (moins de deux cycles) sur un attracteur appelé « fantôme ». Alors que le pourcentage de transitions de phase n'inclut que les transitions d'un patron requis à un état stable autre que celui initialement demandé (le phénomène classique de transition de phase). Les données relatives au temps avant la transition incluent les trois types de transition : les transitions de phase d'ordre à ordre, les « reset » (qui correspondent à la perte momentanée d'un cycle complet de mouvement pour l'un des deux membres) et les dérives (qui correspondent à la perte définitive de tout état stable de coordination jusqu'à la fin de l'essai). Alors que le pourcentage de transition de phase et la variabilité de la phase relative sont des indicateurs de la stabilité des coordinations, le temps avant transition sert également d'indicateur de la robustesse des coordinations, c'est-à-dire de la capacité des sujets à maintenir le patron requis le plus longtemps possible.

2.1.5. Analyse des données

Pour la fréquence effective, nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 7 (Position) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs. Pour chacune des autres variables dépendantes (pourcentage transformé de transition de phase, temps avant transition, variabilité de la phase relative et erreur absolue de la phase relative) nous avons réalisé une première analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs pour les mouvements réalisés dans le plan de mouvement transversal (Hypothèse 1). Nous avons ensuite réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 2 (Direction) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs pour les mouvements réalisés dans le plan de mouvement sagittal (Hypothèse 2). Enfin, nous avons effectué une troisième analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 7 (Position) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs (Hypothèse 3).

2.2. Résultats

Les résultats sont présentés par hypothèse, sauf pour la fréquence effective de mouvement. Ensuite, pour chaque hypothèse, nous présentons les résultats par variable indépendante.

2.2.1. Fréquence effective

La différence entre la fréquence imposée par le métronome et la fréquence effective des sujets était très faible pour l'ensemble des conditions (0,07 Hz en moyenne). L'analyse du score de fréquence rendant compte de la différence entre la fréquence imposée par le métronome et la fréquence suivie par les sujets a révélé un effet significatif de la Fréquence ($F(2,8)=3.76, p<.1$) et une interaction significative entre l'Activation Musculaire et la Fréquence ($F(2,8)=2.41, p<.2$). La décomposition de l'interaction réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls révèle qu'à la fréquence la plus élevée (3 Hz), les deux patrons d'activation musculaire (homologue et non-homologue) étaient significativement différents des autres fréquences (1 Hz et 2 Hz) quel que soit le plan de mouvement (décalage maximal entre la fréquence requise et la fréquence réalisée = 0,2 Hz soit un écart maximal de 6% par rapport à la fréquence requise).

2.2.2. Hypothèse 1 : plan transversal

L'**hypothèse 1** concerne les effets de l'activation musculaire (homologue et non-homologue) sur la dynamique des coordinations bimanuelles dans le plan de mouvement transversal (Kelso, 1981, 1984).

2.2.2.1. Pourcentage de transitions de phase

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs dans le plan de mouvement transversal pour le pourcentage de transition de phase transformé. L'analyse a révélé un effet principal de l'activation musculaire ($F(1,4)=62.99, p<.01$), de la fréquence ($F(2,8)=14.39, p<.01$) et une interaction significative entre l'activation musculaire et la fréquence ($F(2,8)=14.39, p<.01$).

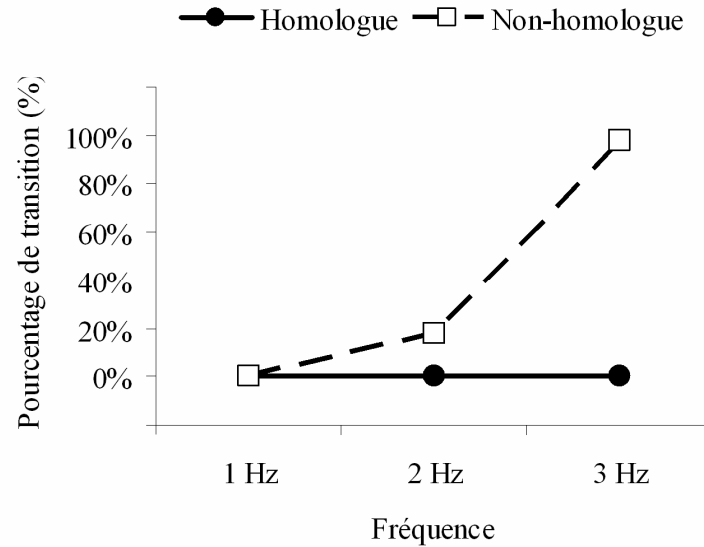


Figure 53 : Pourcentage de transitions de phase pour les patrons musculaires homologue et non-homologue dans le plan de mouvement transversal en fonction de la fréquence imposée par le métronome.

La décomposition post-hoc de l'interaction réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé qu'aucune transition n'était observée pour le patron de coordination correspondant à l'activation simultanée des muscles homologues ($p=1$). En revanche, à la fréquence la plus élevée, le patron d'activation musculaire non-homologue présentait significativement plus de transitions qu'à 1 et 2 Hz ($p<.001$). De plus, le patron non-homologue provoquait significativement plus de transitions que le patron homologue à 3 Hz ($p<.001$) (Figure 53).

2.2.2.2. Temps avant transition

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs dans le plan de mouvement transversal pour le temps avant transition. L'analyse a révélé un effet principal de l'activation musculaire ($F(1,4)=31.24, p<.01$), de la fréquence ($F(2,8)=43.1, p<.001$) et une interaction significative entre l'activation musculaire et la fréquence ($F(2,8)=20.26, p<.001$).

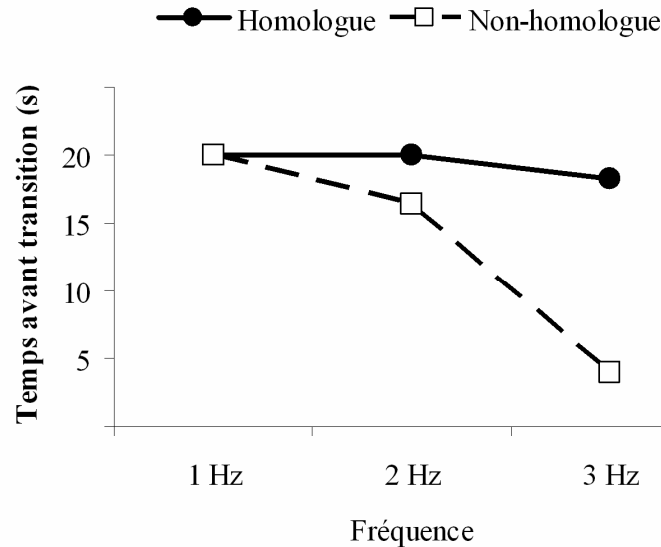


Figure 54 : Temps avant transition pour les patrons musculaires homologue et non-homologue dans le plan de mouvement transversal en fonction de la fréquence imposée par le métronome.

La décomposition post-hoc de l'interaction entre le couplage musculaire et la fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que pour le patron musculaire homologue le temps avant transition n'était pas significativement différent quelle que soit la fréquence du mouvement ($p > .05$) alors que pour le patron musculaire non-homologue à la fréquence la plus élevée, le temps avant transition diminuait significativement par rapport à 1 et 2 Hz ($p < .001$). De plus, le patron non-homologue provoquait les transitions significativement plus tôt que le patron homologue à 3 Hz ($p < .001$) (Figure 54).

2.2.2.3. Variabilité de la phase relative

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs dans le plan de mouvement transversal pour la variabilité de la phase relative. L'analyse a révélé un effet principal de l'activation musculaire ($F(1,4)=13.87, p < .05$) et de la fréquence ($F(2,8)=15.72, p < .001$).

Le patron musculaire homologue était significativement plus stable que le patron non-homologue (respectivement 14.6° et 20°). La décomposition post-hoc de l'effet de la fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que les patrons de coordinations se déstabilisaient significativement à 3 Hz par rapport aux deux fréquences plus faibles (respectivement 1 Hz = 12.7° , 2 Hz = 15.1° et 3 Hz = 24.1°).

2.2.2.4. Erreur absolue de la phase relative

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs dans le plan de mouvement transversal pour l'erreur absolue de la phase relative. L'analyse a révélé un effet principal de l'activation musculaire ($F(1,4)=10.52, p<.05$), de la fréquence ($F(2,8)=8.78, p<.01$) et une interaction significative entre l'activation musculaire et la fréquence ($F(2,8)=4.68, p<.05$).

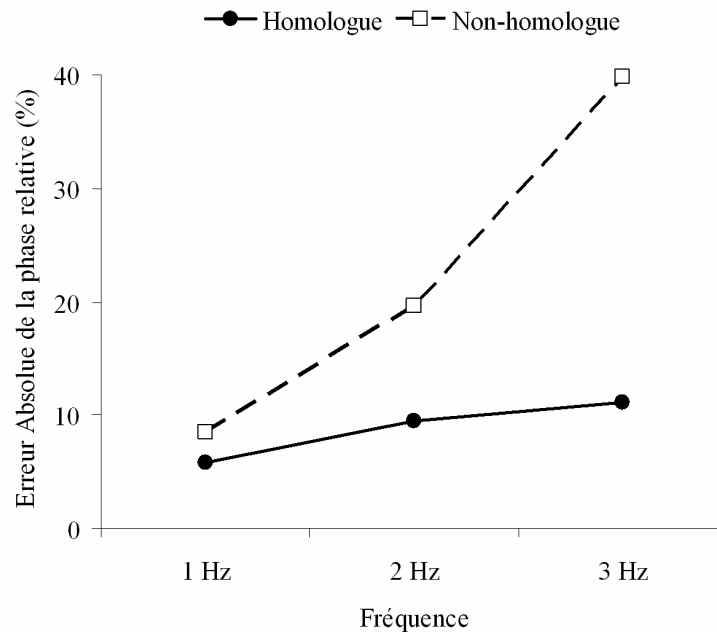


Figure 55 : Erreur absolue de la phase relative pour les patrons musculaires homologue et non-homologue dans le plan de mouvement transversal en fonction de la fréquence imposée par le métronome.

La décomposition post-hoc de l'interaction entre le couplage musculaire et la fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que pour le patron musculaire homologue l'erreur absolue de la phase n'était pas significativement différente quelle que soit la fréquence du mouvement ($p>.05$) alors que pour le patron musculaire non-homologue à la fréquence la plus élevée, l'erreur absolue de la phase relative augmentait significativement par rapport à 1 et 2 Hz ($p<.01$). De plus, le patron non-homologue était significativement moins précis que le patron homologue à 3 Hz ($p<.01$) (Figure 55).

2.2.3. Hypothèse 2 : plan sagittal

L'**hypothèse 2** concerne les effets conjoints de l'activation musculaire (homologue et non-homologue) et de la direction (isodirectionnel ou non-isodirectionnel) sur la dynamique

des coordinations bimanuelles dans le plan de mouvement sagittal (Salesse, Oullier et Tempardo, 2005).

2.2.3.1. Pourcentage de transitions de phases

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 2 (Direction) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs dans le plan de mouvement sagittal pour le pourcentage de transition de phase transformé. L'analyse a révélé un effet principal de l'activation musculaire ($F(1,4)=29.39$, $p<.01$), de la direction ($F(1,4)=19.51$, $p<.01$), de la fréquence ($F(2,8)=9.02$, $p<.01$), une interaction significative entre l'activation musculaire et la direction ($F(1,4)=29.39$, $p<.01$), entre l'activation musculaire et la fréquence ($F(2,8)=7.33$, $p<.01$), entre la direction et la fréquence ($F(2,8)=9.02$, $p<.01$) et enfin une interaction significative entre l'activation musculaire, la direction et la fréquence ($F(2,8)=7.33$, $p<.01$).

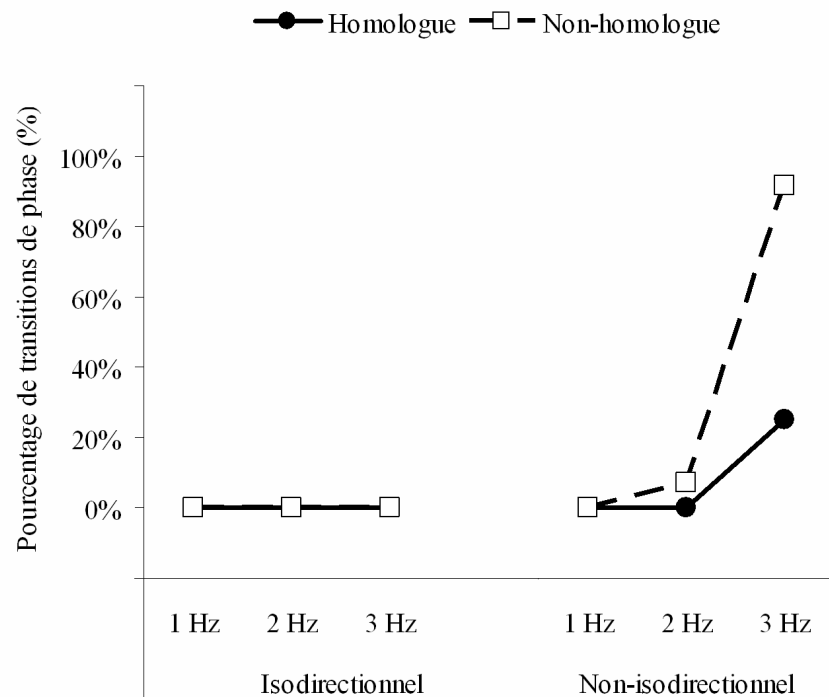


Figure 56 : Pourcentage de transitions de phase pour les patrons musculaires homologue et non-homologue dans chacune des directions (isodirectionnelle et non-isodirectionnelle) en fonction de la fréquence imposée par le métronome dans le plan de mouvement sagittal.

La décomposition post-hoc de l'interaction entre l'activation musculaire, la direction et la fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé qu'aucune transition n'était observée lorsque les mouvements étaient réalisés dans des directions identiques quels que

soient le couplage neuromusculaire associé ou la fréquence du mouvement. En revanche pour les mouvements non-isodirectionnels, l'analyse a révélé que le couplage neuromusculaire non-homologue provoquait plus de transitions à 3 Hz qu'aux fréquences plus basses ($p < .001$). De plus, l'analyse a révélé que le patron non-homologue provoquait plus de transitions que le patron musculaire homologue à 3 Hz ($p < .001$) (Figure 56).

2.2.3.2. *Temps avant transition*

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 2 (Direction) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs dans le plan de mouvement sagittal pour le temps avant transition. L'analyse a révélé un effet principal de l'activation musculaire ($F(1,4)=14.42, p < .05$), et de la fréquence ($F(2,8)=4.71, p < .05$).

Le couplage neuromusculaire homologue provoquait les transitions significativement plus tard que le couplage neuromusculaire non-homologue ($p < .05$). La décomposition post-hoc de l'effet de la fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que le temps avant transition diminuait significativement dès 2 Hz quels que soient les patrons d'activation musculaire (homologue et non-homologue) et la direction du mouvement (isodirectionnelle et non-isodirectionnelle) ($p < .05$).

2.2.3.3. *Variabilité de la phase relative*

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 2 (Direction) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs dans le plan de mouvement sagittal pour la variabilité de la phase relative. L'analyse a révélé un effet principal de la direction ($F(1,4)=18.06, p < .05$), de la fréquence ($F(2,8)=31.9, p < .001$), un effet d'interaction entre l'activation musculaire et la direction ($F(1,4)=18.3, p < .05$) et entre la direction et la fréquence ($F(2,8)=4.13, p < .05$).

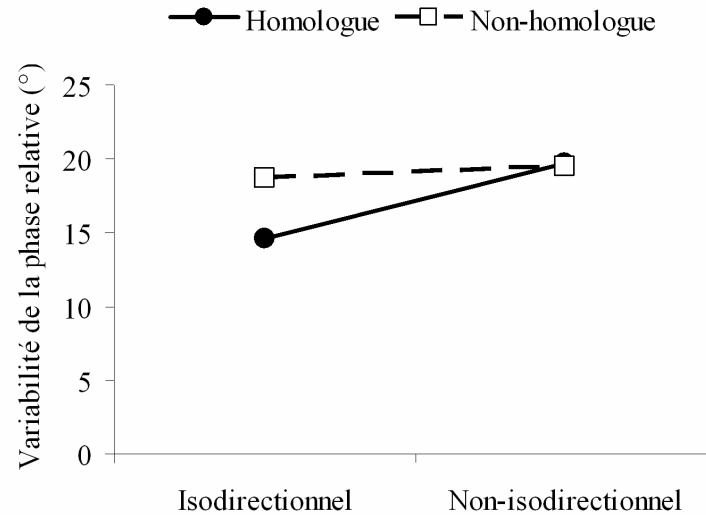


Figure 57 : Variabilité de la phase relative pour les mouvements isodirectionnels et non-isodirectionnels en fonction du couplage neuromusculaire (homologue ou non-homologue) dans le plan de mouvement sagittal.

La décomposition post-hoc de l'interaction entre l'activation musculaire et la direction réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que les mouvements isodirectionnels réalisés avec le couplage neuromusculaire homologue sont plus stables que les autres patrons de coordination. ($p < .05$). De manière plus précise, pour le couplage homologue, le patron isodirectionnel est plus stable que le patron non-isodirectionnel. Pour le patron isodirectionnel, le couplage homologue est plus stable que le couplage non-homologue. Et aucun effet de la direction n'est observé pour le couplage non-homologue (Figure 57).

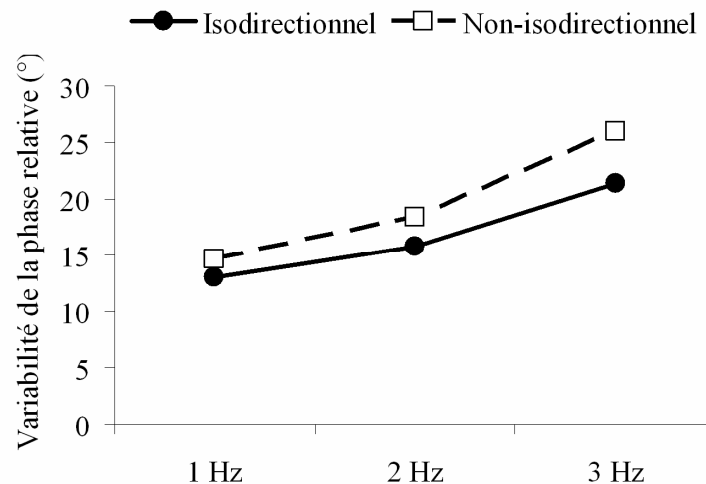


Figure 58 : Variabilité de la phase relative pour les mouvements isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la fréquence dans le plan de mouvement sagittal.

La décomposition post-hoc de l'interaction entre la direction et la fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que (1) les mouvements isodirectionnels et non-isodirectionnels se déstabilisent à 2Hz et 3 Hz et que (2) les mouvements isodirectionnels se déstabilisent moins que les mouvements non-isodirectionnels à 3 Hz (Figure 58).

2.2.3.4. *Erreur absolue de la phase relative*

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 2 (Direction) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs dans le plan de mouvement sagittal pour l'erreur absolue de la phase relative. L'analyse a révélé un effet principal de l'activation musculaire ($F(1,4)=21.41, p<.01$), de la direction ($F(1,4)=22.54, p<.01$), et de la fréquence ($F(2,8)=9.68, p<.01$).

Le couplage musculaire homologue était significativement plus précis que le couplage musculaire non-homologue (respectivement 10.8° et 13.5°). Les mouvements isodirectionnels étaient significativement plus précis que les mouvements non-isodirectionnels (respectivement 8.1° et 16.2°). La décomposition post-hoc de l'effet de la fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que l'erreur absolue de la phase relative augmentait significativement dès 3 Hz (respectivement 1 Hz = 6.5° ; 2 Hz = 10.9° ; 3 Hz = 19°) quels que soient les patrons d'activation musculaire (homologue et non-homologue) et la direction du mouvement (isodirectionnelle et non-isodirectionnelle).

2.2.4. Hypothèse 3 : plan complet

L'**hypothèse 3** concerne les effets de l'activation musculaire, de la direction du mouvement et de la posture des avant-bras (sous-tendant le plan de mouvement) sur la dynamique des coordinations bimanuelles. Dans la mesure où la position des avant-bras testée dans les analyses rend compte du plan de mouvement dans lequel les coordinations étaient réalisées, nous parlerons de plan de mouvement et non de position dans l'énoncé des résultats suivant. De manière plus précise, le plan de mouvement transversal fait référence aux conditions réalisées avec les avant-bras en position neutre. A l'opposé, le plan de mouvement sagittal fait référence pour la route similaire à des positions des deux avant-bras en pronation 90° et pour la route dissimilaire à une position de l'avant-bras droit en pronation 90° et de l'avant-bras gauche en supination 90° . Enfin, le plan intermédiaire à dominance transversale correspond, pour la route similaire, à des positions des avant-bras en pronation 30° , et pour la route dissimilaire, à une position de l'avant-bras droit en pronation 30° et de l'avant-bras gauche en supination 30° , alors que pour le plan de mouvement à dominance sagittale, les avant-bras sont

en pronation 60° pour la route similaire, et l'avant-bras droit est en pronation 60° et le gauche en supination 60° pour la route dissimilaire. L'ensemble des liens entre position et plan de mouvement est résumé dans le Tableau 7.

2.2.4.1. *Pourcentage de transitions de phase*

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 7 (Position) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs pour le pourcentage transformé de transition de phase. L'analyse du pourcentage transformé de transition de phase a révélé un effet significatif de l'Activation Musculaire ($F(1,4)=53.6$, $p<.01$), de la Position ($F(6,24)=9.07$, $p<.001$), de la Fréquence ($F(2,8)=18.01$, $p<.01$), une interaction significative entre l'Activation Musculaire et la Position ($F(6,24)=10.67$, $p<.001$), entre l'Activation Musculaire et la Fréquence ($F(2,8)=18.50$, $p<.001$), entre la Position et la Fréquence ($F(12,48)=2.74$, $p<.01$) et entre l'Activation Musculaire, la Position et la Fréquence ($F(12,48)=4.53$, $p<.001$). La décomposition de l'interaction entre l'activation musculaire, la position et la fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls est détaillée dans les sous-parties suivantes en fonction de la route empruntée, similaire ou dissimilaire¹⁷.

2.2.4.1.1. *Route similaire*

Pour le couplage musculaire homologue, aucune transition de phase n'est observée quels que soient le plan de mouvement et la fréquence d'oscillation des membres ($p>.05$).

En revanche, pour le couplage musculaire non-homologue, lorsque la fréquence augmente, on observe une augmentation significative du nombre de transitions de phase à 3 Hz pour tous les plans de mouvement et dès 2 Hz lorsque les coordinations sont réalisées dans le plan intermédiaire à dominance transversale ($p<.05$) (Figure 59).

L'analyse a révélé que le couplage musculaire homologue provoque significativement moins de transitions que le couplage musculaire non-homologue pour tous les plans de mouvement à la fréquence la plus élevée (3 Hz) ($p<.05$). De plus, le patron d'activation musculaire homologue provoque moins de transitions que le patron d'activation musculaire non-homologue à 2 Hz pour le plan de mouvement à dominance transversale (pronation/pronation 30°) ($p<.05$) (Figure 59).

¹⁷ La route similaire correspond à des positions des avant-bras similaires (les deux avant-bras sont en pronation de 30°, 60° ou 90°) et la route dissimilaire correspond à des positions des avant-bras dissimilaires (un avant-bras est en pronation et l'autre en supination, tous deux de 30°, 60° ou 90°).

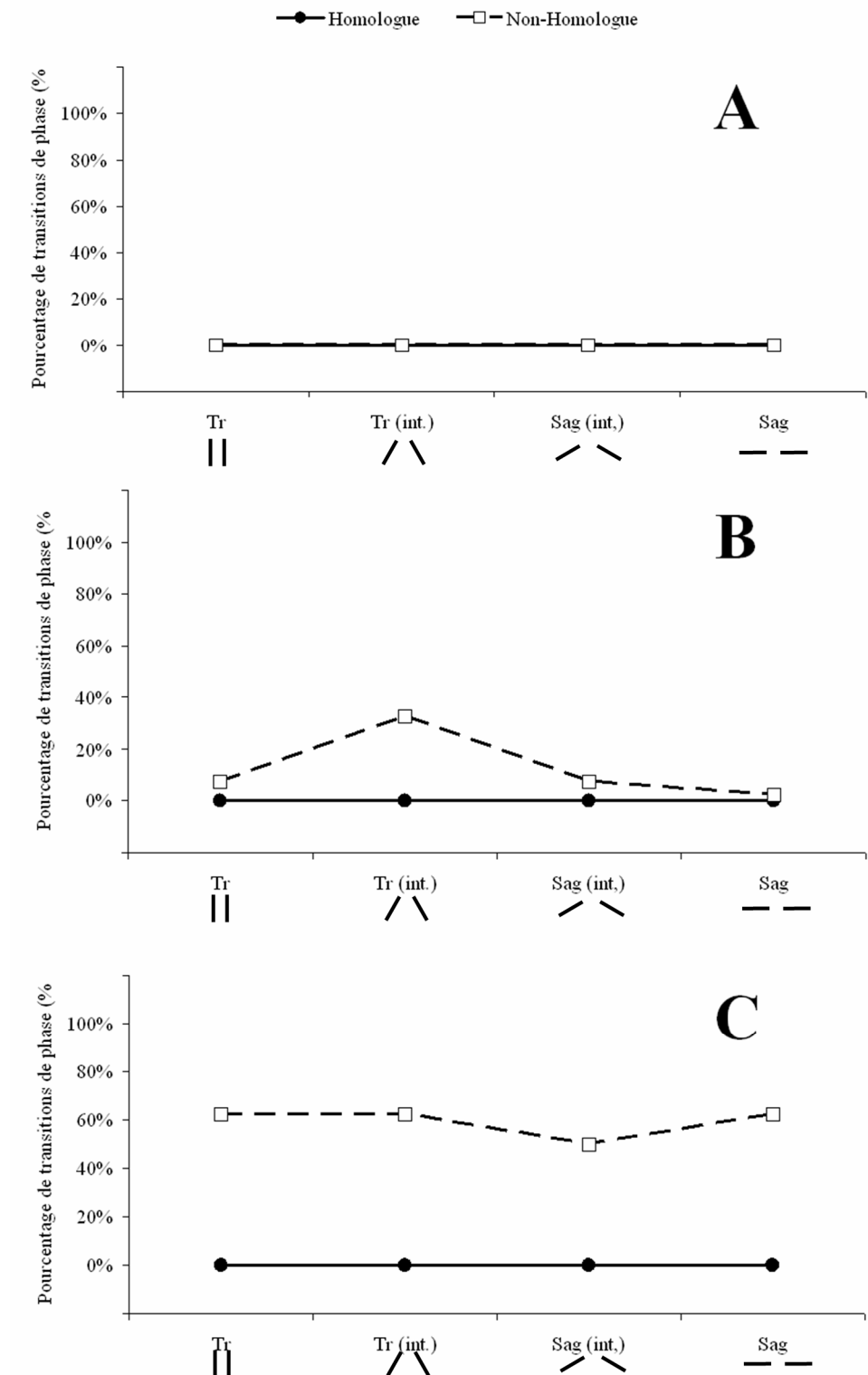


Figure 59 : Pourcentage de transitions de phase pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route similaire.

2.2.4.1.2. Route dissimilaire

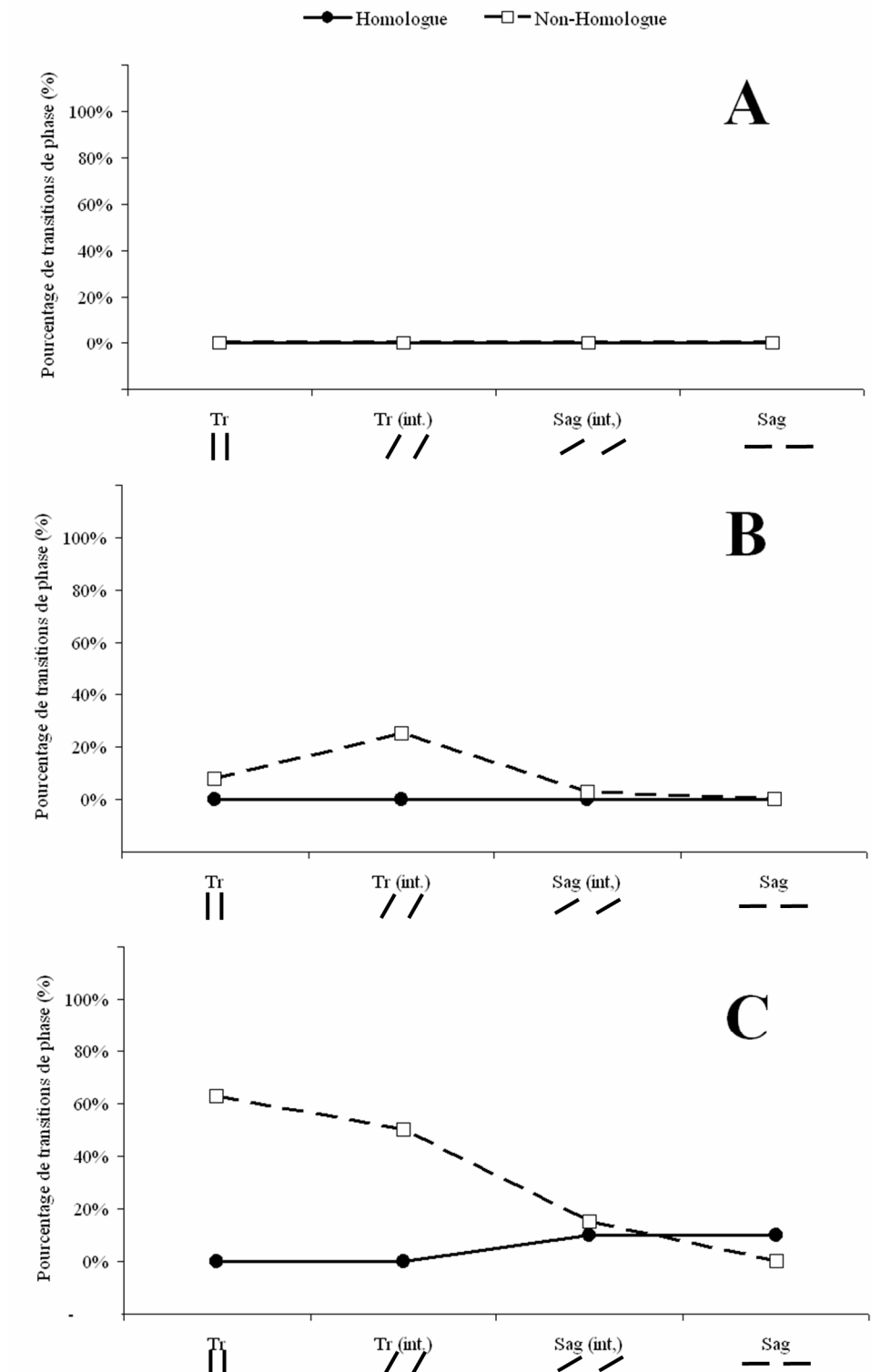


Figure 60 : Pourcentage de transitions de phase pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route dissimilaire.

Pour le couplage musculaire homologue, aucune différence significative n'est observée lorsque la fréquence augmente ($p > .05$) quel que soit le plan de mouvement.

Pour le patron d'activation musculaire non-homologue, lorsque la fréquence augmente, on observe une augmentation significative du nombre de transitions de phase à 3 Hz pour les mouvements réalisés dans le plan de mouvement transversal et à 2 Hz pour les coordinations réalisées dans le plan intermédiaire à dominance transversale ($p < .05$). Enfin, aucune différence significative n'est observée pour les coordinations réalisées dans les plans à dominance sagittale ($p > .05$) (Figure 60). Lorsque la fréquence des mouvements est intermédiaire (2 Hz), seules les coordinations réalisées dans le plan de mouvement intermédiaire à dominance transversale provoquent significativement plus de transitions que les autres ($p < .05$). Enfin, lorsque la fréquence d'oscillation est la plus élevée (3 Hz), on observe une diminution significative du nombre de transitions lorsque l'on passe du plan transversal au plan sagittal ($p < .05$). De manière plus spécifique, les coordinations réalisées dans les plans de mouvement à dominance transversale provoquent significativement plus de transitions que les coordinations réalisées dans les plans de mouvement à dominance sagittale (pronation/supination 60° et sagittal) ($p < .05$). Aucune différence significative n'est observée entre les deux positions à dominance sagittale ($p > .05$) (Figure 60).

Finalement, l'analyse a révélé que le couplage musculaire homologue provoque significativement moins de transitions que le couplage musculaire non-homologue pour les plans de mouvement à dominance transversale à la fréquence la plus élevée (3 Hz) ($p < .05$) (Figure 60).

2.2.4.2. *Temps avant transition*

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 7 (Position) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs pour le temps avant transition. L'analyse du temps avant la transition a révélé un effet significatif de l'Activation Musculaire ($F(1,4)=37.08$, $p < .01$), de la Position ($F(6,24)=2.59$, $p < .05$), de la Fréquence ($F(2,8)=16.36$, $p < .01$), une interaction significative entre l'Activation Musculaire et la Position ($F(6,24)=3.35$, $p < .05$), entre l'Activation Musculaire et la Fréquence ($F(2,8)=21.54$, $p < .001$), entre la Position et la Fréquence ($F(12,48)=1.98$, $p < .05$) et entre l'Activation Musculaire, la Position et la Fréquence ($F(12,48)=2.51$, $p < .05$). La décomposition de l'interaction entre l'activation musculaire, la position et la fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls est détaillée dans les sous-parties suivantes en fonction de la route empruntée, similaire ou dissimilaire.

2.2.4.2.1. *Route similaire*

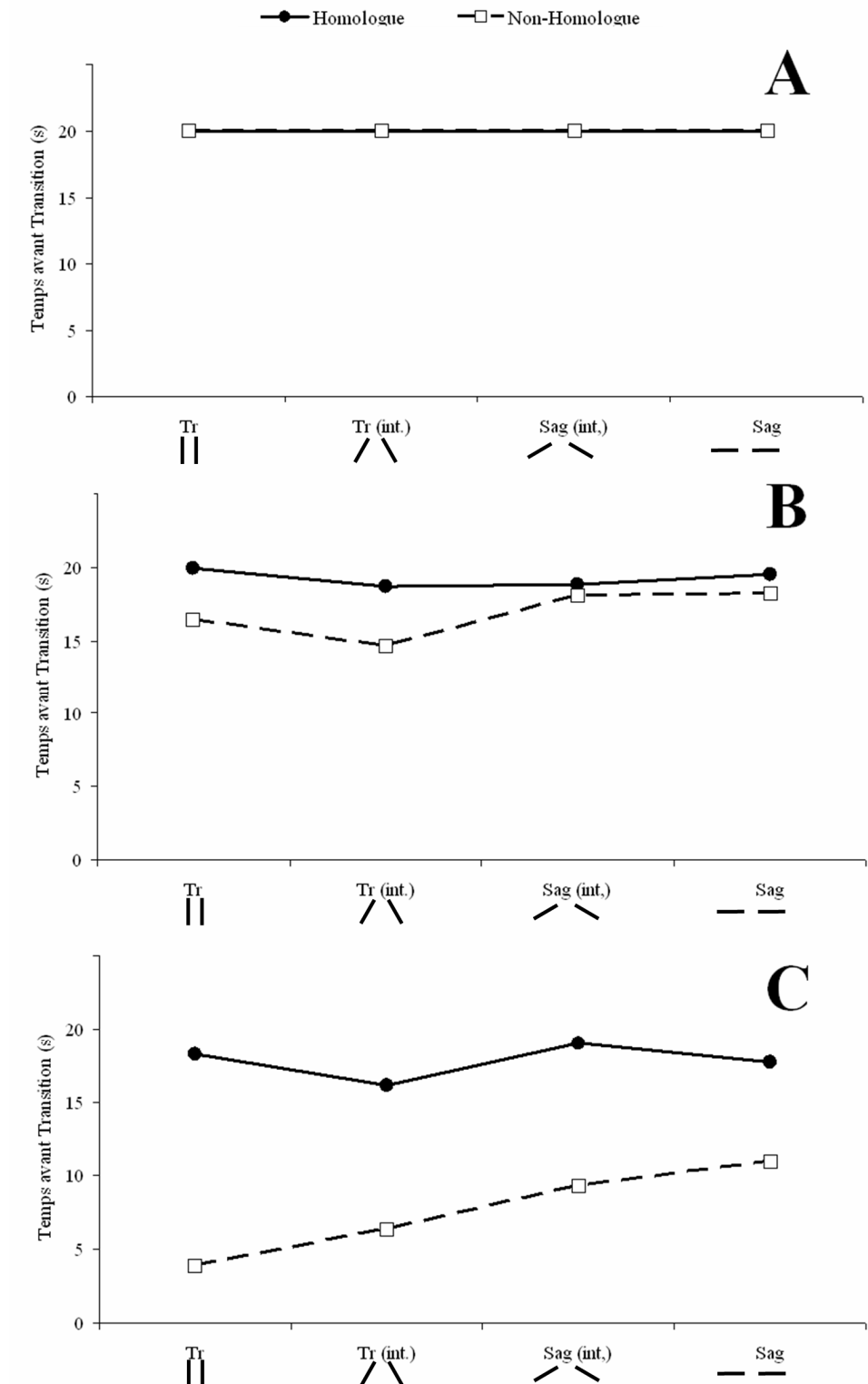


Figure 61 : Temps avant transition pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route similaire.

Pour le couplage musculaire homologue, le temps avant transition n'était pas significativement modifié par la manipulation du plan de mouvement et de la fréquence d'oscillation des membres ($p > .05$). En revanche, pour le couplage musculaire non-homologue, lorsque la fréquence augmente, on observe une diminution significative du temps avant transition à 3 Hz pour tous les plans de mouvement ($p < .05$) (Figure 61). De plus lorsque la fréquence des mouvements est la plus élevée (3 Hz), seules les coordinations réalisées dans le plan de mouvement transversal provoquent les transitions significativement plus tôt que les coordinations réalisées dans les deux plans de mouvement à dominance sagittale ($p < .05$) (Figure 61).

Enfin, l'analyse a révélé que le couplage musculaire non-homologue provoque les transitions de phase significativement plus tôt que le couplage musculaire homologue pour tous les plans de mouvement à la fréquence la plus élevée (3 Hz) ($p < .05$) (Figure 61).

2.2.4.2.2. *Route dissimilaire*

Pour le couplage musculaire homologue, seuls les mouvements réalisés dans le plan de mouvement intermédiaire à dominance sagittale à 3 Hz provoquent les transitions significativement plus tôt que dans les autres plans de mouvement à la fréquence la plus basse ($p < .05$) (Figure 62). En revanche lorsque la fréquence augmente, pour le couplage musculaire non-homologue, on observe une diminution significative du temps avant transition dès 2Hz pour tous les plans de mouvement ($p < .05$) excepté pour le plan de mouvement sagittal ($p > .05$) (Figure 62).

Pour le couplage musculaire homologue, aucune différence significative n'est observée lorsque l'on passe du plan transversal au plan sagittal quelle que soit la fréquence du mouvement ($p > .05$). En revanche pour le couplage musculaire non-homologue à 3 Hz, l'analyse révèle que les transitions surviennent plus tardivement pour les mouvements réalisés dans le plan de mouvement sagittal que pour ceux réalisés dans les autres plans de mouvement ($p < .05$) (Figure 62).

Enfin, l'analyse a révélé que le couplage musculaire homologue retardait significativement le moment d'apparition des transitions par rapport au couplage musculaire non-homologue pour les plans de mouvement à dominance transversale à la fréquence la plus élevée ($p < .05$) (Figure 62).

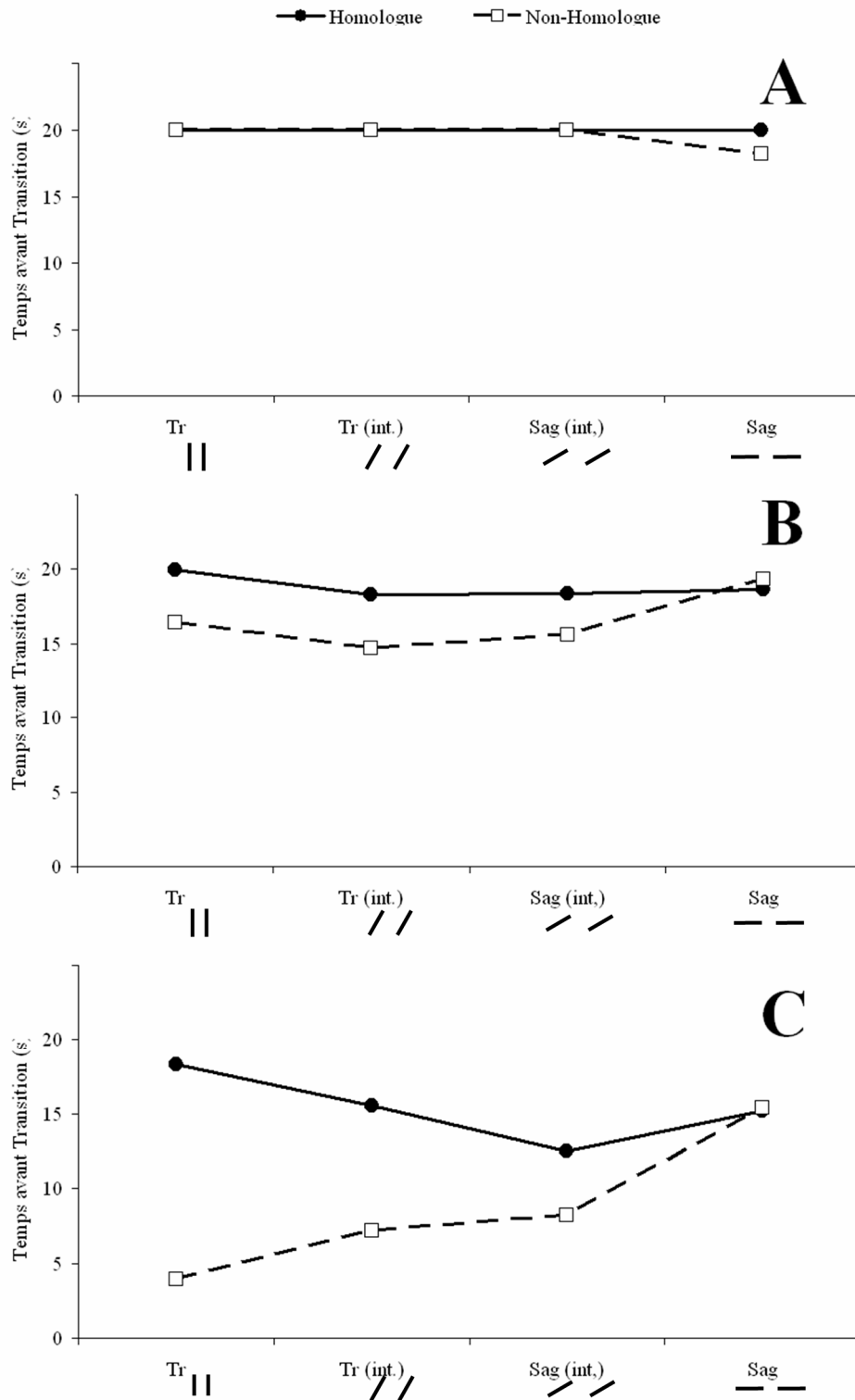


Figure 62 : Temps avant transition pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus), en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route dissimilaire.

2.2.4.3. Variabilité de la phase relative

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 7 (Position) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs pour la variabilité de la phase relative. L'analyse de la variabilité de la phase relative a révélé un effet significatif de l'Activation Musculaire ($F(1,4)=35.28$, $p<.01$), de la Position ($F(6,24)=5.37$, $p<.05$), de la Fréquence ($F(2,8)=34.24$, $p<.001$), une interaction significative entre l'Activation Musculaire et la Position ($F(6,24)=14.31$, $p<.001$) et entre l'Activation Musculaire et la Fréquence ($F(2,8)=4.68$, $p<.05$).

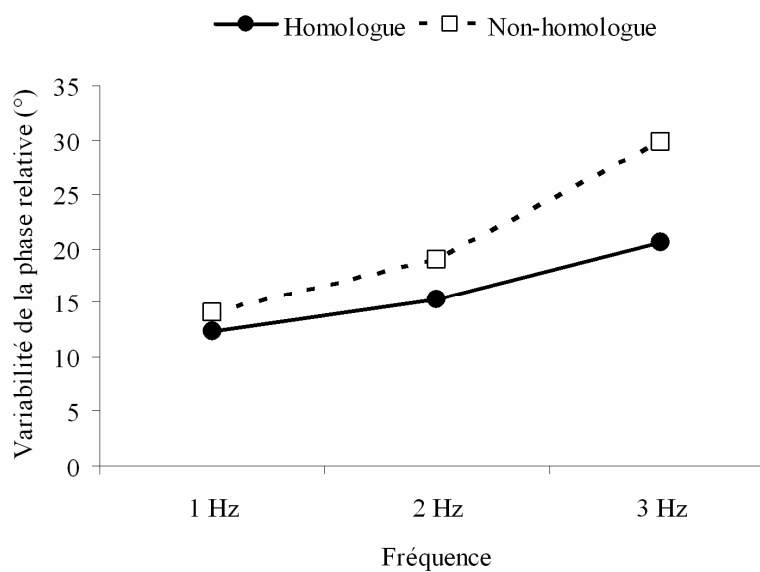


Figure 63 : Variabilité de la phase relative pour les deux couplages musculaires (homologue et non-homologue) en fonction de la fréquence du mouvement (1 Hz, 2Hz et 3 Hz).

La décomposition de l'interaction entre l'Activation Musculaire et la Fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que l'augmentation de la fréquence déstabilise significativement à la fois les patrons de coordination résultant de l'activation simultanée des muscles homologues et ceux résultant de l'activation simultanée des muscles non-homologues entre 2 Hz et 3 Hz ($p<.05$). De plus l'analyse a révélé que le couplage musculaire homologue était significativement plus stable que le couplage musculaire non-homologue à 3 Hz ($p<.05$) (Figure 63).

La décomposition de l'interaction entre l'Activation Musculaire et la Position réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls est détaillée dans les sous-parties suivantes en fonction de la route empruntée, similaire ou dissimilaire.

2.2.4.3.1. *Route similaire*

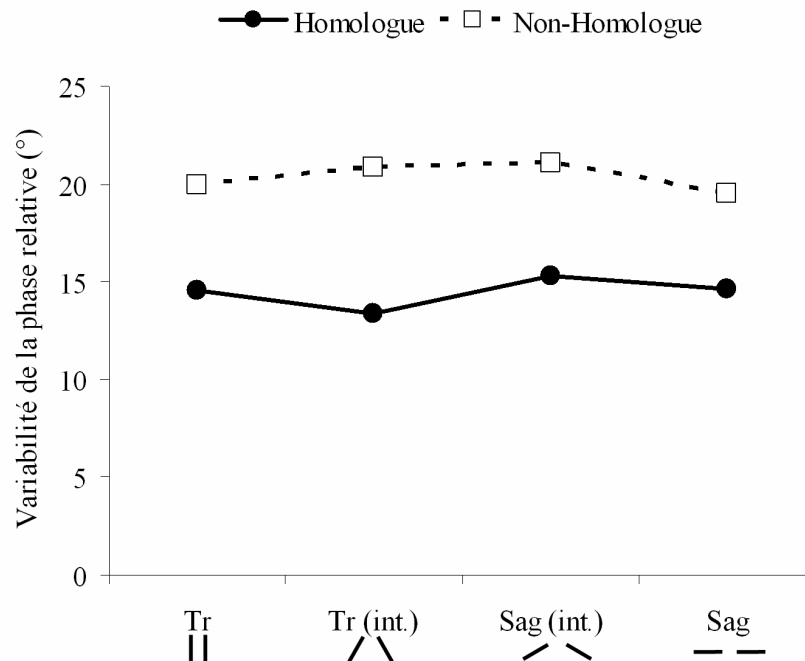


Figure 64 : Variabilité de la phase relative pour les deux couplages musculaires (homologue et non-homologue) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) pour la route similaire.

La décomposition de l'interaction entre l'activation musculaire et la position a révélé que le couplage musculaire homologue était significativement toujours plus stable que le couplage musculaire non-homologue quel que soit le plan de mouvement dans lequel la tâche est réalisée ($p < .05$). En revanche elle n'a révélé aucune différence significative lors du passage du plan transversal au plan sagittal quel que soit le couplage musculaire associé (homologue ou non-homologue ($p > .05$)) (Figure 64).

2.2.4.3.2. *Route dissimilaire*

La décomposition de l'interaction entre l'activation musculaire et la position a révélé que pour le couplage musculaire homologue, les mouvements réalisés dans les plans de mouvement à dominance transversale étaient significativement plus stables que les mouvements réalisés dans les plans de mouvement à dominance sagittale ($p < .05$). Pour le couplage musculaire non-homologue, l'analyse a révélé que les mouvements réalisés dans le plan de mouvement intermédiaire à dominance transversale étaient significativement moins stables que ceux réalisés dans les autres plans de mouvement ($p < .05$). De plus, l'analyse a révélé que le couplage musculaire homologue était significativement plus stable que le couplage musculaire

non-homologue pour les plans de mouvement à dominance transversale ($p < .05$), alors que cet effet disparaît pour les plans de mouvements à dominance sagittale ($p > .05$) (Figure 65).

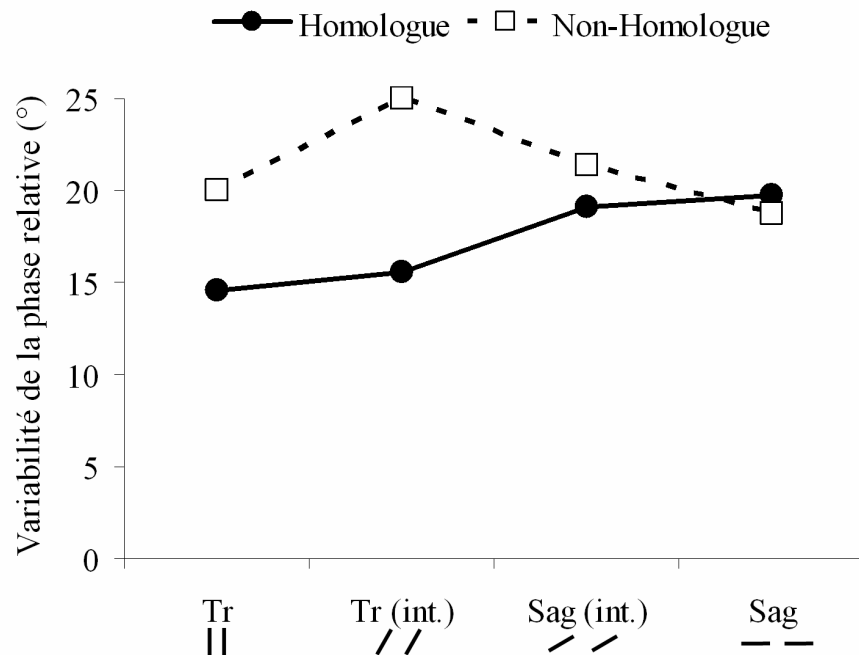


Figure 65 : Variabilité de la phase relative pour les deux couplages musculaires (homologue et non-homologue) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) pour la route dissimilaire.

2.2.4.4. Erreur absolue de la phase relative

Nous avons réalisé une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 7 (Position) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs pour l'erreur absolue de la phase relative. L'analyse de l'erreur absolue de la phase relative a révélé un effet significatif de l'Activation Musculaire ($F(1,4)=51.72$, $p < .01$), un effet significatif de la Fréquence ($F(2,8)=11.99$, $p < .01$), une interaction significative entre l'Activation Musculaire et la Position ($F(6,24)=6.56$, $p < .001$), une interaction significative entre l'Activation Musculaire et la Fréquence ($F(2,8)=18.27$, $p < .01$), et une interaction significative entre l'Activation Musculaire, la Position et la Fréquence ($F(12,48)=2.08$, $p < .05$). La décomposition de l'interaction réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls est détaillée dans les sous-parties suivantes en fonction de la route empruntée, similaire ou dissimilaire.

2.2.4.4.1. Route similaire

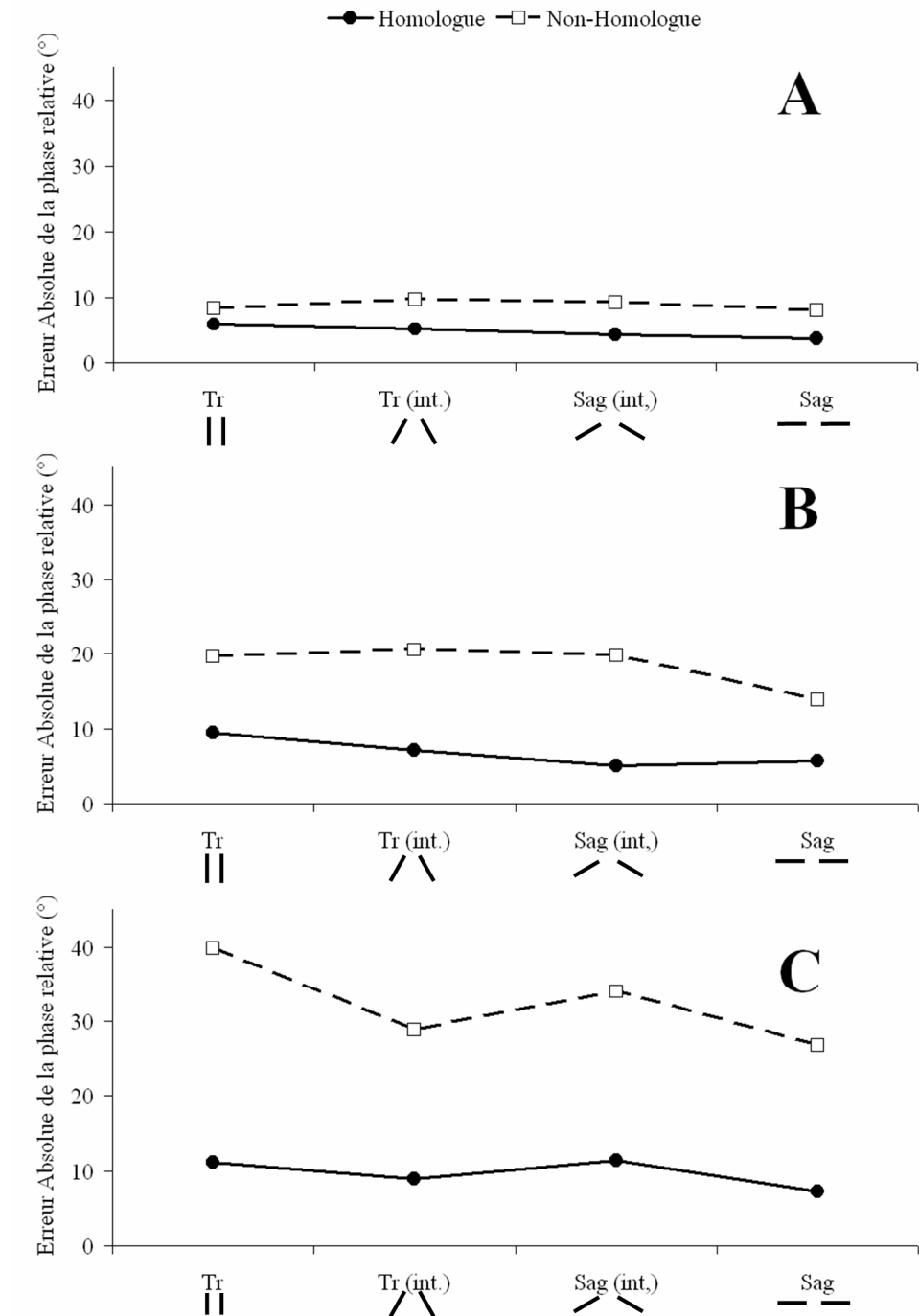


Figure 66 : Erreur absolue de la phase relative pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route similaire.

Pour le couplage musculaire homologue, aucune différence significative n'est observée pour chacune des positions lorsque la fréquence augmente ($p > .05$). En revanche pour le couplage musculaire non-homologue, lorsque la fréquence augmente, on observe une aug-

mentation significative de l'erreur absolue de la phase relative à 3 Hz pour tous les plans de mouvement ($p < .05$) et dès 2 Hz pour les mouvements réalisés dans le plan de mouvement transversal et ceux réalisés dans le plan de mouvement intermédiaire à dominance sagittale ($p < .05$) (Figure 66).

Pour le couplage musculaire homologue, aucune différence significative n'est observée lors du passage du plan transversal au plan sagittal quelle que soit la fréquence du mouvement ($p > .05$). En revanche pour le couplage musculaire non-homologue, lorsque la fréquence des mouvements est la plus élevée (3 Hz), seuls les mouvements réalisés dans le plan de mouvement transversal sont significativement moins précis que ceux réalisés dans le plan de mouvement intermédiaire à dominance transversale et dans le plan de mouvement sagittal ($p < .05$) (Figure 66).

Enfin, l'analyse a révélé que le couplage musculaire homologue était statistiquement plus précis que le couplage musculaire non-homologue à la fréquence la plus élevée (3 Hz) pour tous les plans de mouvement ($p < .05$) excepté pour celui intermédiaire à dominance transversale ($p > .05$) (Figure 66).

2.2.4.4.2. *Route dissimilaire*

Pour le couplage musculaire homologue, seules les coordinations réalisées dans le plan de mouvement sagittal sont significativement moins précises que celles réalisées dans les autres plans de mouvement lorsque la fréquence d'oscillation est de 3Hz par rapport à la fréquence d'oscillation la plus lente ($p < .05$) (Figure 67). Pour le couplage musculaire non-homologue, lorsque la fréquence augmente, on observe une diminution significative de la précision des coordinations bimanuelles à 3 Hz pour les mouvements réalisés dans les plans à dominance transversale ($p < .05$) et dès 2 Hz pour les mouvements réalisés dans le plan de mouvement transversal ($p < .05$) (Figure 67).

Pour le couplage musculaire homologue à la fréquence d'oscillation la plus élevée (3 Hz), l'analyse révèle que les mouvements réalisés dans le plan de mouvement sagittal sont significativement moins précis que ceux réalisés dans les plans de mouvement à dominance transversale ($p < .05$). Pour le couplage musculaire non-homologue à la fréquence d'oscillation la plus élevée (3 Hz), l'analyse révèle que les mouvements réalisés dans le plan de mouvement transversal sont significativement moins précis que ceux réalisés dans les autres plans de mouvement ($p < .05$) (Figure 67).

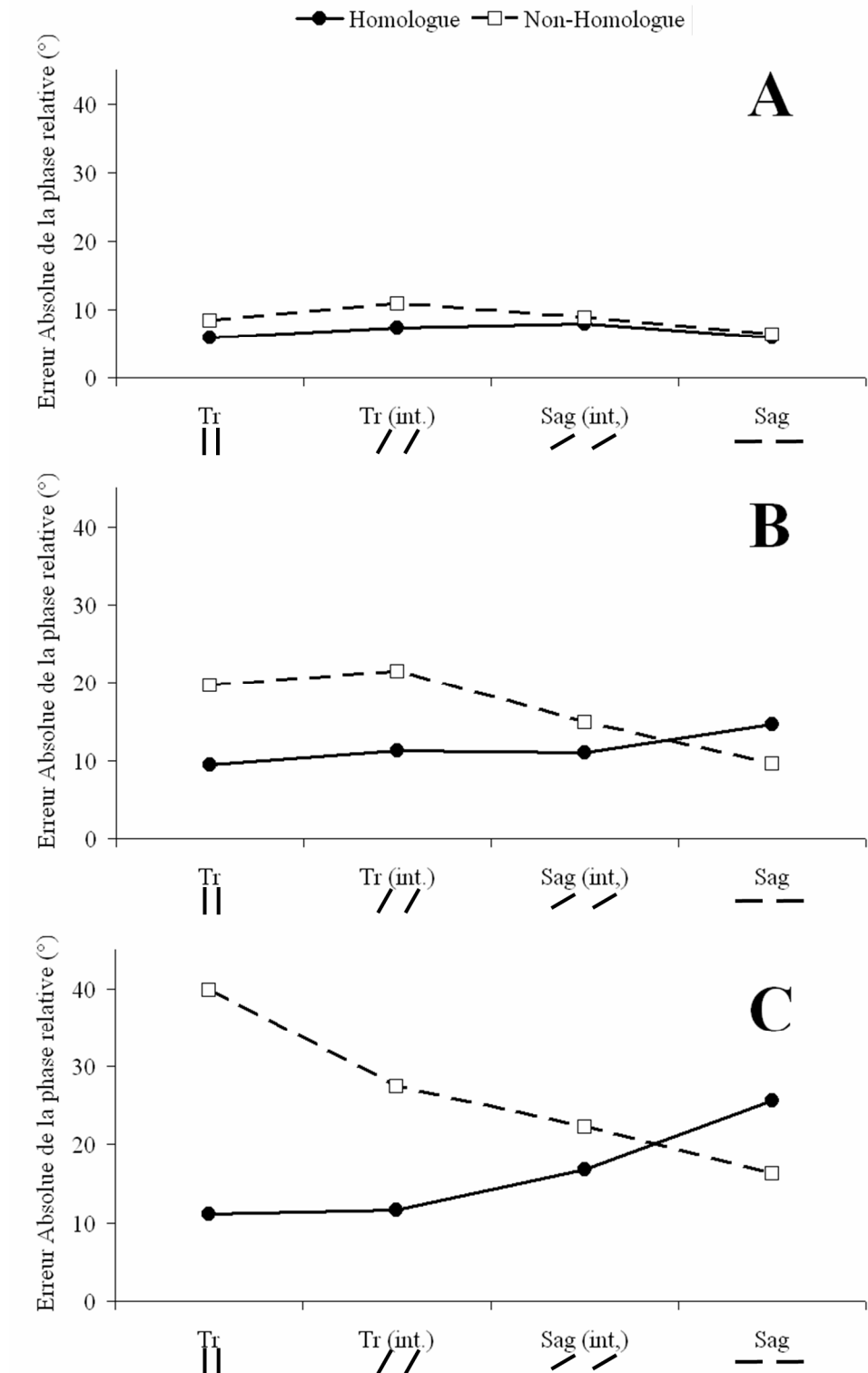


Figure 67 : Erreur absolue de la phase relative pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route dissimilaire.

Enfin, l'analyse a révélé que le couplage musculaire homologue était significativement plus précis que le couplage musculaire non-homologue pour les plans de mouvement à dominance transversale à la fréquence la plus élevée (3 Hz) ($p < .05$) (Figure 67).

2.3. Discussion

Le but de cette expérience était de tester précisément l'effet de la modification progressive du plan de mouvement sur la coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans une tâche de coordination bimanuelle. Il s'agissait d'étudier les conditions dans lesquelles ces deux contraintes neuromusculaire et directionnelle entraînent en coopération ou en compétition (Temprado et al., 2003 ; Temprado et Swinnen, 2005). Pour cela, nous avons manipulé le plan de mouvement depuis le plan transversal (pour lequel on suppose une dominance de la contrainte neuromusculaire) vers le plan sagittal (pour lequel on suppose une dominance de la contrainte directionnelle) à l'aide de deux positions des avant-bras intermédiaires. Les résultats obtenus par Salesse, Oullier et Temprado (2005) suggèrent l'existence d'un changement de la dominance de la contrainte neuromusculaire au profit de la contrainte directionnelle en passant du plan transversal au plan sagittal. Cette hypothèse n'avait cependant pas été testée directement à travers des positions intermédiaires (i.e. plans de mouvement intermédiaires). D'autre part, dans une expérience précédente (Temprado et al., sous presse), nous avons étudié dans quelle mesure les patrons d'activation musculaire et la direction relative du mouvement des membres étaient des contraintes dissociées susceptibles d'affecter l'apprentissage des patrons de coordination dans le plan transversal et leur transfert dans le plan sagittal. Les résultats ont montré que le transfert d'apprentissage dans le plan sagittal était observé lorsque les patrons de coordination avaient les mêmes propriétés de symétrie spatiale que le patron à apprendre dans le plan transversal (c'est-à-dire en symétrie-miroir). L'apprentissage et le transfert des caractéristiques spatiales des patrons de coordination depuis le plan transversal vers le plan sagittal semblent ainsi dépendre des contraintes de symétrie-miroir par rapport au plan sagittal médian du corps. Les résultats suggèrent qu'indépendamment des patrons d'activation musculaire, les positions initiales et finales (respectivement dans le plan transversal et sagittal) sont équivalentes du point de vue de la symétrie spatiale. Dans la présente expérience, lors du passage du plan transversal au plan sagittal, si les positions des avant-bras suivent une route « similaire », le patron musculaire homologue résulte toujours en des mouvements symétriques quelle que soit la position. En revanche, lorsque la position des avant-bras suit une route « dissimilaire », le patron musculaire homologue résulte en des mouvements symétriques dans le plan transversal mais dissymétriques dans le plan sagittal.

La modification de la position introduit donc une rupture de symétrie. Ce phénomène de rupture de symétrie a récemment été modélisé par Fuchs et Jirsa (2000). Ce modèle permet de passer d'une bistabilité dans laquelle le patron en phase est le plus stable à une bi-stabilité dans laquelle le patron en antiphase est le plus stable. Fuchs et Jirsa (2000) ont dérivé le modèle HKB à l'aide de la formule suivante :

$$\dot{\phi} = -\frac{\partial V(\phi)}{\partial(\phi)} \text{ avec } V(\phi) = -(1-2\sigma)a \cos \phi - b \cos 2\phi$$

Ainsi, lorsque le paramètre de rupture de symétrie σ prend la valeur 0, $V(\Phi)$ prend sa forme classique puisque $-1(1-2\sigma) = -1$. En revanche, lorsque σ prend la valeur 1, à ce moment le profil de la fonction potentiel du HKB est « inversé » puisque $-1(1-2\sigma) = 1$. De plus, ce modèle permet de prédire que lorsque le paramètre de rupture de symétrie est placé dans une position intermédiaire ($\sigma \approx 0,5$) et que la fréquence d'oscillation des membres est augmentée, on devrait observer une perte totale des attracteurs à 0° et 180° conduisant à l'absence de coordination (Figure 68).

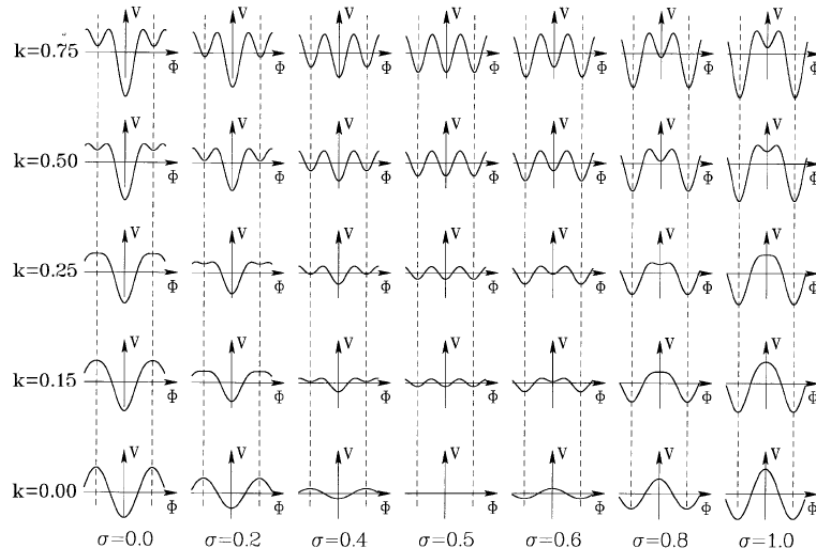


Figure 68 : Représentations des fonctions potentiel de la phase relative Φ en fonction de l'augmentation de fréquence ($k=b/a$ avec la fréquence la plus basse en haut du graphique $k=0,75$ et la fréquence la plus haute en bas du graphique $k=0$) et pour différentes valeurs incluant les deux extrêmes du paramètre de rupture de symétrie σ (avec $\sigma=0$ à gauche et $\sigma=1$ à droite). Les barres verticales en pointillés matérialisent les valeurs de $\Phi = \pm\pi$ (c'est-à-dire les valeurs de 180° de phase relative).

Nous pouvons mettre en relation les données empiriques obtenues lors de nos précédentes expériences (Salesse, Oullier et Temprado, 2005 ; Temprado, Swinnen, Coutton-Jean et Salesse, sous presse) avec ce modèle. En définissant la phase de 0° comme l'activation simultanée des groupes musculaires homologues et la phase de 180° comme l'activation simul-

tanée des groupes musculaires non-homologues, puis en définissant la posture des avant-bras comme paramètre de rupture de symétrie avec $\sigma=0$ pour des postures similaires et $\sigma=1$ pour des postures dissimilaires, ce modèle prévoit que le patron isodirectionnel (0° lorsque $\sigma=0$ et 180° lorsque $\sigma=1$) est toujours plus stable et plus précis que le patron non-isodirectionnel.

Le but de la présente expérience était de tester le rôle joué par le plan de mouvement (manipulé par la posture des avant-bras) sur la dynamique des coordinations bimanuelles. A partir des résultats obtenus lors de l'expérience de Salesse, Oullier et Temprado (2005), de celle de Temprado et al. (sous presse), nous avons émis plusieurs hypothèses. Les résultats relatifs à chacune de ces hypothèses peuvent également être interprétés à partir du modèle de Fuchs et Jirsa (2000). C'est ce que nous allons faire dans les sous-parties suivantes.

2.3.1. Rôle des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans le plan de mouvement transversal

Dans le plan de mouvement transversal, les mouvements non-isodirectionnels (en symétrie-miroir) résultant de l'activation simultanée des muscles homologues devaient être plus stables et plus précis que les mouvements isodirectionnels résultant de l'activation simultanée des muscles non-homologues.

Les trois indices de stabilité (pourcentage de transition de phase, temps avant transition et variabilité de la phase relative) montrent que dans le plan de mouvement transversal, le couplage musculaire homologue correspondant à des mouvements symétriques non-isodirectionnels est plus stable que le couplage musculaire non-homologue correspondant à des mouvements dissymétriques isodirectionnels. En effet, le couplage neuromusculaire non-homologue provoque plus de transitions de phase que le couplage neuromusculaire homologue qui lui n'en produit pas du tout quelle que soit la fréquence. Ce résultat est corroboré par la mesure de la variabilité de la phase relative qui montre que le patron neuromusculaire homologue est plus stable que le patron neuromusculaire non-homologue. Enfin, le temps avant transition indique que le couplage neuromusculaire homologue est plus robuste que le patron de coordination non-homologue.

L'erreur absolue de la phase relative a indiqué que le patron de coordination résultant de l'activation simultanée des muscles homologues était plus précis que celui résultant de leur activation alternée (couplage non-homologue).

Ces résultats obtenus dans le plan de mouvement transversal sont en accord avec l'ensemble de travaux portant sur les coordinations bimanuelles dans le plan transversal (Kel-

so, 1984 ; Monno et al., 2000 ; pour des revues Carson et Kelso, 2004 ; Kelso, 1995 ; Swinnen, 2002).

2.3.2. Coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans le plan de mouvement sagittal

Dans le plan sagittal, les mouvements isodirectionnels (en symétrie-miroir) devaient être plus stables et plus précis que les mouvements non-isodirectionnels quelle que soit l'activation musculaire (homologue ou non-homologue) associée. Toutefois, dans le plan de mouvement sagittal, les mouvements résultant de l'activation simultanée des muscles homologues devaient être plus stables et plus précis que les mouvements résultant de l'activation simultanée des muscles non-homologues. De plus, l'effet de cette contrainte neuromusculaire devait être moins important que celui de la contrainte isodirectionnelle (Salesse, Oullier et Temprado, 2005).

Les trois indices de stabilité montrent que dans le plan de mouvement sagittal, les mouvements (symétriques) isodirectionnels correspondant au couplage neuromusculaire homologue sont plus stables que les mouvements (dissymétriques) non-isodirectionnels correspondant au couplage neuromusculaire non-homologue. En effet, les mouvements (dissymétriques) non-isodirectionnels provoquent plus de transitions que les mouvements (symétriques) isodirectionnels, qui eux n'en produisent pas du tout quelle que soit la fréquence. Ce résultat est corroboré par la variabilité de la phase relative qui montre que le patron symétrique isodirectionnel est plus stable que le patron dissymétrique non-isodirectionnel. Enfin, le temps avant transition indique que les mouvements symétriques isodirectionnels sont plus robustes que le patron dissymétrique non-isodirectionnel. De plus, l'erreur absolue de la phase relative indique que le patron de coordination résultant de mouvements symétriques isodirectionnels était plus précis que celui résultant de mouvements dissymétriques non-isodirectionnels. Ces résultats obtenus dans le plan de mouvement sagittal avec des postures similaires des avant-bras sont en accord avec ceux obtenus lors de l'expérience précédente (Salesse, Oullier et Temprado, 2005) dans une tâche de coordination rythmique bimanuelle dans le plan sagittal. De plus, lorsque les postures étaient dissimilaires, les résultats ont montré que le couplage musculaire homologue était plus précis et plus stable que le couplage musculaire non homologue. Toutefois, les mouvements symétriques isodirectionnels restaient plus précis et plus stables que les mouvements dissymétriques non-isodirectionnels.

L'ensemble de ces résultats est en accord avec nos études précédentes (Salesse, Oullier et Temprado 2005 ; Temprado et al., 2003) et confirme bien l'hypothèse d'une coalition

des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans les coordinations bimanuelles réalisées dans le plan de mouvement sagittal.

2.3.3. Coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles au cours de la modification des positions : route similaire

Lors du passage du plan de mouvement transversal au plan de mouvement sagittal en conservant la similarité de la posture des avant-bras (neutre/neutre vers pronation/pronation), les patrons symétriques résultant de l'activation simultanée des muscles homologues conservent leurs propriétés neuromusculaires et spatiales quelle que soit la position. Ainsi ces patrons devaient rester plus stables et plus précis que les patrons dissymétriques résultant de l'activation simultanée des muscles non-homologues, indépendamment du plan de mouvement.

Les trois indices de stabilité montrent que pour la route similaire, les mouvements symétriques résultant du couplage musculaire homologue sont plus stables que les mouvements dissymétriques résultant du couplage musculaire non-homologue, quel que soit le plan de mouvement. En effet, les mouvements dissymétriques provoquent plus de transitions que les mouvements symétriques, qui eux n'en produisent pas, quels que soient la fréquence et le plan de mouvement. Ce résultat est corroboré par la variabilité de la phase relative qui montre que le patron symétrique est toujours plus stable que le patron dissymétrique. Enfin, le temps avant transition indique également que les mouvements symétriques sont plus stables que les mouvements dissymétriques.

La mesure de l'erreur absolue de la phase relative a indiqué que les patrons de coordination symétriques étaient toujours plus précis que les patrons de coordinations dissymétriques.

Ces résultats sont en accord avec l'ensemble des travaux portant sur les coordinations bimanuelles dans les plans sagittaux et transversaux (Bogaerts, Buekers, Zaal et Swinnen, 2003 ; Kelso, 1984 ; Monno et al., 2000 ; Serrien et al., 1999 ; pour des revues voir Carson et Kelso, 2004 ; Kelso, 1995 ; Swinnen, 2002). Ils montrent que les mouvements symétriques résultant de l'activation simultanée des muscles homologues sont toujours plus stables et plus précis que les mouvements dissymétriques résultant de l'activation simultanée des muscles non-homologues.

Lors du passage du plan transversal au plan sagittal par la route « similaire », l'ensemble des résultats montre que le patron d'activation musculaire homologue est toujours plus stable et plus précis que le patron d'activation musculaire non-homologue. Conformé-

ment aux résultats obtenus dans une tâche d'apprentissage (Temprado et al., sous presse), nos résultats montrent que les mouvements en symétrie-miroir sont plus stables et plus précis que les mouvements dissymétriques pour les positions initiales et finales (respectivement dans le plan transversal et sagittal). De plus, l'étude des plans résultant des positions intermédiaires, nous permet d'étendre le rôle de la symétrie-miroir au continuum des plans de mouvement depuis le plan transversal au plan sagittal. Cette route « similaire » a pour particularité de ne jamais rompre la symétrie dans la mesure où le patron d'activation musculaire homologue induit systématiquement des mouvements symétriques par rapport au plan sagittal médian du corps. Ce résultat est parfaitement en accord avec les prédictions du modèle proposé par Fuchs et Jirsa (2000) puisque dans le cas où il n'y a pas de rupture de symétrie, le patron en phase initialement le plus stable dans un plan (transversal) reste le plus stable dans le plan opposé (sagittal). Nous allons à présent interpréter les résultats obtenus pour la route « dissimilaire » dans laquelle le patron d'activation musculaire n'implique pas systématiquement la même symétrie des mouvements par rapport au plan sagittal médian du corps.

2.3.4. Coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles au cours de la modification des positions : route dissimilaire

Lors du passage du plan de mouvement transversal au plan de mouvement sagittal en route dissimilaire (neutre/neutre vers pronation/supination), seuls les patrons réalisés dans le plan transversal et dans le plan sagittal peuvent être symétriques. Dans le plan transversal, ils résultent de l'activation simultanée des muscles homologues. Dans le plan sagittal, ils résultent de l'activation simultanée des muscles non-homologues. Pour les deux plans de mouvement intermédiaires, quels que soient les patrons d'activation musculaire, les patrons sont soit isodirectionnels et résultent de l'activation simultanée des muscles non-homologues, soit non-isodirectionnels et résultent de l'activation simultanée des muscles homologues. Ainsi, au cours de cette route dissimilaire on s'attendait à une déstabilisation du patron de coordination homologue qui passe de mouvements non-isodirectionnels symétriques dans le plan transversal à des mouvements non-isodirectionnels dissymétriques dans le plan de mouvement sagittal. En revanche, nous devons observer une stabilisation progressive du patron de coordination non-homologue qui passe de mouvements isodirectionnels dissymétriques dans le plan transversal à des mouvements isodirectionnels symétriques dans le plan de mouvement sagittal. Enfin si les hypothèses précédentes étaient vérifiées, cela suggérerait que le principe d'isodirectionnalité dans les coordinations bimanuelles résulte de la préférence du système

moteur à conserver ses propriétés de symétrie indépendamment de la direction relative du mouvement des membres définie d'un point de vue extérieur au sujet.

Deux des trois indices de stabilité (temps avant la transition et variabilité de la phase relative) montrent que pour la route dissimilaire, les mouvements résultant de l'activation simultanée de muscles homologues se déstabilisent progressivement lorsque l'on passe du plan transversal vers le plan sagittal. En termes de symétrie, ce résultat montre que les mouvements symétriques dans le plan transversal se déstabilisent au fur et à mesure qu'ils perdent cette symétrie dans le plan sagittal où ils sont dissymétriques (par rapport au plan sagittal médian du corps). En revanche, les mouvements résultant de l'activation simultanée de muscles non-homologues se stabilisent progressivement lorsque l'on passe du plan transversal vers le plan sagittal. En termes de symétrie, ce résultat montre que les mouvements dissymétriques (par rapport au plan sagittal médian du corps) dans le plan transversal se stabilisent au fur et à mesure qu'ils deviennent symétriques dans le plan sagittal. Le pourcentage de transitions de phase ne montre aucun effet significatif du plan de mouvement pour le couplage neuromusculaire homologue. En revanche, le patron de coordination non-homologue transite plus dans les plans de mouvement à dominance transversale que dans les plans de mouvement à dominance sagittale. De plus, le patron de coordination homologue se déstabilise plus tôt dans les plans à dominance sagittale que dans les plans à dominance transversale. Au contraire le patron de coordination non-homologue se déstabilise plus tard dans les plans à dominance sagittale que dans les plans à dominance transversale. Ce résultat est corroboré par la variabilité de la phase relative qui montre que le couplage neuromusculaire homologue est plus stable que le couplage neuromusculaire non-homologue dans le plan transversal alors que cet effet disparaît dès que l'on se rapproche du plan de mouvement sagittal.

L'erreur absolue de la phase relative suit la même tendance puisque le patron de coordination homologue perd sa précision lorsqu'il passe du plan transversal vers le plan sagittal alors que l'effet inverse est observé pour le couplage neuromusculaire non-homologue.

Ces résultats n'avaient jamais été mis en évidence dans les tâches de coordinations rythmiques bimanuelles. Ils montrent clairement un effet stabilisateur/déstabilisateur du plan de mouvement sur les patrons d'activation musculaire (respectivement non-homologue et homologue) et sont parfaitement en accord avec nos hypothèses. En effet, lorsque l'on passe du plan de mouvement transversal au plan de mouvement sagittal en ne conservant pas la similarité de la posture des avant-bras (neutre/neutre vers pronation/supination), on observe une déstabilisation du patron de coordination homologue qui passe de mouvements non-isodirectionnels (symétriques) dans le plan transversal à des mouvements non-isodirectionnels

(dissymétriques) dans le plan de mouvement sagittal. On observe également une stabilisation progressive du patron de coordination non-homologue qui passe de mouvements isodirectionnels (dissymétriques) dans le plan transversal à des mouvements isodirectionnels (symétriques) dans le plan de mouvement sagittal.

Ces résultats sont également en accord avec l'ensemble de travaux portant sur les coordinations bimanuelles dans les plans sagittaux et transversaux (Bogaerts et al., 2003 ; Kelso, 1984 ; Monno et al., 2000 ; Serrien et al., 1999 ; pour des revues voir Carson et Kelso, 2004 ; Kelso, 1995 ; Swinnen, 2002). En revanche, ils permettent de mieux comprendre ce qui se passe lors du passage progressif d'un plan à l'autre, notamment en termes de rupture (conservation) de symétrie.

Ces résultats peuvent en effet être analysés à partir du modèle proposé par Fuchs et Jirsa (2000). Dans le cas de notre expérience, ce modèle suggère que le poids des contraintes neuromusculaires et directionnelles est modulé, pondéré par la modification progressive du plan de mouvement (par le biais de la position des avant-bras) à la manière d'un paramètre de rupture de symétrie. Il est assez trivial de constater que dans le cas des coordinations bimanuelles, les mouvements les plus stables sont ceux parfaitement symétriques spatialement en miroir, c'est-à-dire par rapport au plan sagittal médian du corps, et résultant de l'activation simultanée des muscles homologues. Toutefois, nos résultats obtenus en route dissimilaire montrent que les mouvements en symétrie-miroir restent les plus stables et les plus précis même lorsqu'ils résultent de l'activation simultanée des muscles non-homologues (dans le plan sagittal). De plus, la mesure du temps avant transition nous montre que les patrons symétriques sont plus stables lorsqu'ils résultent de l'activation simultanée des muscles homologues que lorsqu'ils résultent de la contraction simultanée des muscles non-homologues. Le modèle de Fuchs et Jirsa (2000) permet de formaliser ces observations. En effet, l'étude des positions extrêmes dans le plan transversal et sagittal montre que le patron en phase musculaire dans le plan transversal est plus stable que le patron en antiphase musculaire non-homologue. En revanche, dans le plan sagittal, le patron en phase musculaire est moins stable que le patron en antiphase. Enfin, l'étude des postures intermédiaires met en évidence une déstabilisation progressive du patron en phase musculaire homologue lors du passage du plan transversal au plan sagittal alors que l'inverse se produit pour le patron en antiphase musculaire non-homologue. Cette inversion progressive de la stabilité des patrons en phase et en antiphase a été modélisée par le modèle Fuchs et Jirsa (2000) lorsque l'on considère le plan de mouvement (la position des avant-bras) comme paramètre de rupture de symétrie.

2.3.5. Rôle de la symétrie : une interprétation différente

L'ensemble de nos résultats peut être interprété en termes de symétrie et formalisé à l'aide du modèle de Fuchs et Jirsa (2000). En effet, toutes positions confondues, nos résultats montrent que les patrons symétriques (ou à tendance symétrique) sont toujours plus stables et plus précis que les mouvements dyssymétriques quels que soient le mode d'activation des muscles et la position des avant-bras (plan de mouvement). De plus, lors de la route similaire, la modification de la position des avant-bras correspond à un paramètre de conservation de symétrie. En effet, le patron d'activation musculaire homologue reste plus stable et plus précis que le patron musculaire non-homologue. En revanche, lors de la route dissimilaire, la modification de la position des avant-bras correspond à un paramètre de rupture de symétrie. En effet, le patron d'activation musculaire initialement le plus stable dans le plan transversal devient le moins stable dans le plan sagittal alors que l'effet inverse est observé pour le patron non-homologue. Nos résultats corroborent donc ceux obtenus dans l'expérience de Temprado et al. (sous presse) et accréditent l'hypothèse selon laquelle les contraintes directionnelles dépendent en réalité du degré de symétrie entre les mouvements. Le plan de mouvement, comme les positions, ne sont que les médiateurs de cette rupture/conservation de symétrie.

2.4. Conclusion

On peut étendre ces observations à l'ensemble des tâches de coordination. Dans le cas des coordinations entre le poignet et la cheville par exemple, nous avons montré (Salesse, Temprado et Swinnen, 2005) que les mouvements isodirectionnels étaient plus stables et plus précis que les mouvements non-isodirectionnels. Cela revient à dire que les mouvements qui présentent la même fonctionnalité en terme de lutte contre la gravité sont plus stables et plus précis que les mouvements qui ont des fonctionnalités différentes (un membre lutte contre la gravité lorsque l'autre l'accompagne). Ainsi, les mouvements symétriques non pas spatialement mais fonctionnellement seraient les plus stables et les plus précis. De plus, nous avons montré que la coordination était d'autant plus stable qu'elle était produite par des groupes musculaires isofonctionnels. Nous pouvons alors faire le parallèle avec les coordinations bimanuelles dans lesquelles les mouvements symétriques sont également isofonctionnels (en tant que mouvements simultanément antigravitaires) indépendamment du plan de mouvement dans lequel ils sont réalisés. L'ensemble de nos travaux suggère que la dynamique des coordinations inter-segmentaires résulte, à un niveau d'analyse donné, de la coalition entre les contraintes neuromusculaires et directionnelles en fonction du plan de mouvement. Cependant, au niveau d'analyse de la dynamique globale du comportement, elle résulterait du degré

de symétrie fonctionnelle existant dans les mouvements produits. En d'autres termes, le problème de coordination à résoudre par le SNC serait le même dans le cas des coordinations bimanuelles et dans celui des coordinations ipsilatérales entre le poignet et la cheville en termes fonctionnels, mais ce seraient les « architectures » biomécanique (couples et forces internes), neuromusculaire (couplages) et directionnelle (forces externes comme la gravité) qui sous-tendraient la nature informationnelle des coordinations.

Pris tous ensembles, ces résultats suggèrent que conformément à l'ensemble de nos hypothèses, la coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles est modulée par le plan de mouvement (qui lui-même modifie le degré de symétrie) dans lequel les coordinations bimanuelles sont réalisées.

3. Coalition ou dissociation des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans les coordinations de pendules manuels (Temprado, Salesse et Summers, sous presse)

Dans nos précédentes expériences nous avons montré que les contraintes neuromusculaires et directionnelles influençaient toutes deux en coalition les coordinations inter-segmentaires. Ce résultat est en désaccord avec ceux reportés par Park, Collins et Turvey (2001) dans une tâche de coordination de pendules manuels. Dans leur étude, ces auteurs ont suggéré que ces deux contraintes avaient des effets dissociés sur la dynamique des coordinations. C'est-à-dire de manière plus précise que la contrainte directionnelle influence la précision de la coordination indépendamment de l'effet de la contrainte neuromusculaire qui influence exclusivement la stabilité de la coordination. Ils ont comparé la stabilité et la précision des patrons de coordination de pendules réalisés dans deux plans de mouvement différents (coronal et sagittal). Or, à la lumière des résultats obtenus lors de nos études précédentes concernant le rôle du plan de mouvement sur l'expression des contraintes, nous pensons que cette comparaison a pu biaiser les résultats obtenus par Park, Collins et Turvey (2001). En effet, dans la mesure où le plan de mouvement transversal est propice à l'expression dominante de la contrainte neuromusculaire et que le plan de mouvement sagittal est propice à l'expression de la contrainte directionnelle, la comparaison des résultats obtenus dans ces deux plans de mouvement a pu conduire les auteurs à des conclusions hâtives concernant la dissociation des contraintes neuromusculaires et spatiales sur la dynamique des coordinations de pendules. C'est pourquoi, au cours de la présente étude, nous avons proposé d'étudier le rôle des contraintes directionnelles et musculaires dans une tâche de coordination de pendules manuels (réplique de Park, Collins et Turvey, 2001) réalisée dans le plan sagittal exclusivement. Comme lors de nos deux expériences précédentes, nous avons comparé les deux directions (isodirectionnelle et non-isodirectionnelle) et les deux types d'activation musculaire simultanée (homologue et non-homologue) en modifiant la posture des avant-bras en pronation ou en supination. Cette stratégie expérimentale permet de comparer les coordinations uniquement dans le plan sagittal et de s'affranchir des effets dus à la contrainte égocentrique, c'est-à-dire de la préférence à déplacer les membres simultanément de part et d'autre du plan sagittal médian du corps de manière symétrique (Temprado et al., 2003). Le but de cette étude était donc de déterminer si conformément aux résultats obtenus par Park, Collins et Turvey (2001), les contraintes neuromusculaires et directionnelles avaient des effets dissociés sur la stabilité et la précision (respectivement) des coordinations des pendules manuels dans le plan sagittal.

3.1. Méthode

3.1.1. Participants

Neuf sujets droitiers (âgés de 20 à 25 ans) étudiants à la Faculté des Sciences du Sport de Marseille ont participé à cette expérience. Les participants n'étaient informés du but de l'expérience qu'en fin d'expérimentation. Les participants ont signé une lettre de consentement avant l'expérience.

3.1.2. Dispositif expérimental

Les sujets étaient assis sur un tabouret. Leur dos était plaqué contre un mur afin d'empêcher tout mouvement des épaules. Leurs avant-bras étaient placés de manière à être parallèles. Les coudes étaient fléchis en formant un angle de 150°. Les participants tenaient dans leurs mains des pendules à l'aide de poignées pouvant tourner librement dans le plan sagittal. La saisie des poignées se faisait avec la main fermée et les doigts repliés afin de permettre la réalisation libre de mouvements d'abduction et d'adduction des poignets. L'axe de rotation de chaque pendule était placé au centre de la poignée, c'est-à-dire entre les troisième et quatrième métacarpes. La distance entre les deux pendules était de 0,6 m afin d'empêcher tout contact avec le corps des participants. Les pendules utilisés étaient ceux décrits dans le deuxième chapitre.

3.1.3. Procédure

Les sujets devaient faire osciller les deux pendules grâce à des mouvements d'abduction et d'adduction des poignets dans le plan sagittal à la fréquence imposée par un métronome auditif incrémenté de 0,73 Hz à 1,92 Hz par pas de 0,07 Hz toutes les 3s au moins, pour un total de 18 plateaux de fréquence et une durée totale de l'essai de 60s (voir Park, Collins et Turvey, 2001 pour une procédure similaire). L'enregistrement des données commençait après le troisième plateau (10s) et jusqu'à la fin des quinze plateaux suivants jusqu'à une fréquence de 1,92 Hz (50s). Trois variables indépendantes ont été manipulées, la direction relative isodirectionnelle ou non-isodirectionnelle des pendules (*Direction*), le type de couplage musculaire homologue ou non-homologue (*Activation Musculaire*) et la Fréquence d'oscillation des pendules (*Fréquence*).

La *Direction* relative des mouvements était manipulée en demandant aux sujets de réaliser des mouvements isodirectionnels ou non-isodirectionnels. Lorsque le patron de coordination réalisé était isodirectionnel, les pendules se déplaçaient simultanément vers l'avant ou vers l'arrière du corps des sujets. A l'inverse, lorsque le patron de coordination était non-

isodirectionnel, un pendule se déplaçait vers l'avant du corps des sujets alors que l'autre pendule se déplaçait vers l'arrière, c'est-à-dire dans des directions opposées d'un point de vue extérieur au sujet.

Le *couplage musculaire* était manipulé en demandant aux sujets de placer leurs avant bras dans une posture similaire (neutre/neutre ou pronation/pronation) ou dissimilaire (neutre/pronation ou pronation/neutre). Les participants devaient tenir les pendules avec les avant-bras positionnés dans la même posture neutre ou en pronation (similaire), ou avec un avant-bras en position neutre et l'autre en pronation (dissimilaire). Pour chacune des quatre positions, les sujets devaient réaliser des mouvements d'abduction et d'adduction des poignets dans la même direction (isodirectionnel) ou dans des directions opposées (non-isodirectionnel). Lorsque les deux avant-bras étaient placés dans une posture similaire, l'activation simultanée des groupes musculaires homologues (abducteurs/abducteurs ou adducteurs/adducteurs) produisait des mouvements isodirectionnels, alors que l'activation simultanée des groupes musculaires non-homologues (abducteurs/adducteurs ou adducteurs/abducteurs) produisait des mouvements non-isodirectionnels. Lorsque les avant-bras étaient positionnés dans une posture dissimilaire, les mouvements isodirectionnels étaient produits par l'activation simultanée des groupes musculaires non-homologues (abducteurs/adducteurs ou adducteurs/abducteurs) alors que les patrons de coordination non-isodirectionnels résultaient de l'activation simultanée des groupes musculaires homologues (abducteurs/abducteurs ou adducteurs/adducteurs) (Figure 69). Enfin, conformément à la procédure utilisée par Park, Collins et Turvey (2001), nous avons analysé les douze plateaux de fréquence suivants les trois premiers (0,94 Hz à 1,71 Hz).

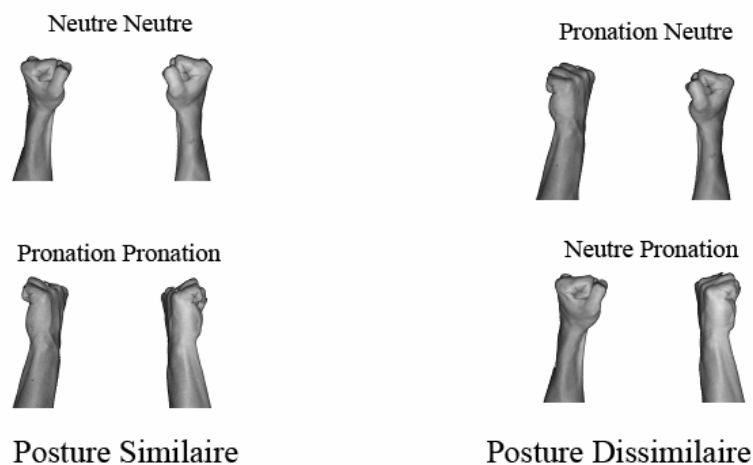


Figure 69 : Postures des avant bras de manière similaire (neutre/neutre ou pronation/pronation) et dissimilaire (neutre/pronation ou pronation/neutre)

Au cours d'une première session de familiarisation de 15 minutes, les sujets devaient réaliser des oscillations rythmiques bimanuelles isodirectionnelles et non-isodirectionnelles avec les avant-bras dans chacune des quatre postures différentes des pendules sans consigne sur la fréquence d'oscillation. Les participants ont ainsi réalisé huit essais de familiarisation au cours desquels leur performance n'était pas enregistrée. Après la session de familiarisation, les sujets devaient réaliser 2 essais dans chaque condition expérimentale pour un total de 16 essais. Cette session durait environ 30 minutes. Les huit conditions expérimentales résultaient du croisement des contraintes directionnelles et des contraintes neuromusculaires, c'est-à-dire de la combinaison des deux patrons de coordination isodirectionnel et non-isodirectionnel avec les quatre postures précitées. Les sujets portaient des lunettes complètement opaques ainsi qu'un casque antibruit agrémenté d'un buzzer de telle manière qu'ils ne disposaient d'aucune information visuelle ou auditive sur le déplacement des pendules. Le buzzer situé à l'intérieur du casque antibruit délivrait les signaux auditifs du métronome correspondant à la fréquence d'oscillation demandée. Chaque sujet réalisait 16 essais d'une minute (2 essais par condition). L'ordre des conditions expérimentales était réparti aléatoirement pour chaque sujet. Nous avons donné aux sujets la consigne de maintenir chaque patron de coordination demandé aussi précisément que possible. Lors de l'occurrence d'une transition de phase, il était demandé aux participants de maintenir le nouveau mode de coordination aussi précisément que possible jusqu'à la fin de l'essai (Kelso, 1984).

3.1.4. Analyse des données

Les données ont été échantillonnées à 120 Hz. La phase relative en degrés entre les deux pendules a été calculée à l'aide de la méthode de l'estimation par point (Zanone et Kelso, 1997 pour une méthode similaire). Cette mesure cycle-par-cycle représentait le rapport entre le moment d'occurrence d'un point de rebroussement du pendule gauche entre deux points de rebroussement du pendule droit. Pour chaque essai, nous avons calculé la moyenne et la déviation standard de la phase relative correspondant respectivement à la précision et à la variabilité des patrons de coordination.

3.2. Résultats

3.2.1. Variabilité de la phase relative

Nous avons testé dans quelle mesure l'effet du couplage neuromusculaire (homologue ou non-homologue) sur la stabilité des patrons de coordination dépendait de la posture des

avant-bras (similaire ou dissimilaire). Nous avons réalisé une analyse de variance (ANOVA) 2 (Activation musculaire) x 2 (Posture) x 12 (Fréquence) à mesures répétées sur la déviation standard de la phase relative observée pour chaque sujet dans chacune des conditions expérimentales. L'analyse a révélé un effet significatif de l'Activation Musculaire ($F(1,8)=14.4$, $p<.01$) ainsi qu'un effet significatif de la fréquence ($F(11,88)=3.12$, $p<.01$). L'analyse a également révélé un effet significatif de l'interaction entre l'Activation Musculaire, la Posture et la Fréquence ($F(11,88)=2.57$, $p<.01$). La décomposition de l'interaction réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que dans la condition du couplage musculaire homologue, ni la fréquence, ni la posture n'affectaient la variabilité de la phase relative ($p>.05$). En revanche, lorsque la posture des avant-bras était dissimilaire, la variabilité de la phase relative était plus importante pour le couplage musculaire non-homologue que pour le couplage musculaire homologue à 0,94 Hz, 1,01 Hz, 1,08 Hz et 1,15 Hz. De plus, lorsque la posture des avant-bras était similaire, la variabilité de la phase relative augmentait significativement à 0,94 Hz, 1,01 Hz, 1,08 Hz et 1,15 Hz indépendamment du type de couplage musculaire.

Cette analyse suggère que l'effet de la contrainte neuromusculaire sur la stabilité de la coordination dépend de la posture des avant-bras (similaire ou dissimilaire). En effet, le couplage neuromusculaire n'a une influence sur la stabilité des patrons qu'en condition de posture dissimilaire. Dans cette condition, les patrons de coordination réalisés avec un couplage neuromusculaire non-homologue étaient moins stables que les patrons de coordination réalisés avec un couplage neuromusculaire homologue.

3.2.2. Erreur absolue de la phase relative

Nous avons testé dans quelle mesure l'effet du couplage neuromusculaire (homologue ou non-homologue) sur l'erreur absolue de la phase relative dépendait de la posture des avant-bras (similaire ou dissimilaire). Une analyse de variance 2 (Activation Musculaire) x 2 (Posture) x 12 (Fréquence) avec mesures répétées a été réalisée sur l'erreur absolue de la phase relative observée pour chaque participant dans chacune des conditions expérimentales. L'analyse a révélé un effet significatif de la Fréquence ($F(11,88)=3.26$, $p<.01$) ainsi qu'un effet d'interaction entre l'Activation Musculaire et la Posture ($F(1,8)=13.89$, $p<.01$).

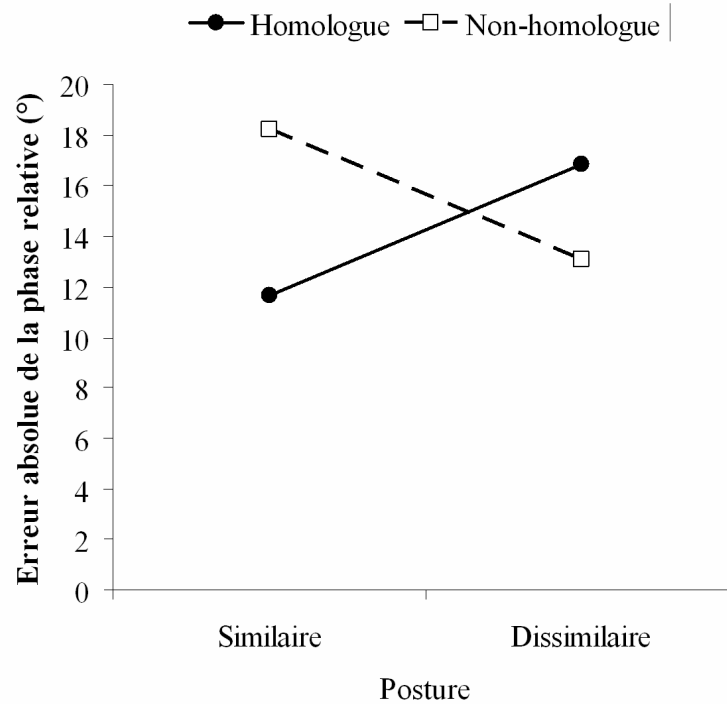


Figure 70 : Erreur absolue de la phase relative pour les patrons homologue et non-homologue en fonction de la posture des avant-bras (similaire ou dissimilaire)

L'analyse post-hoc de l'interaction Activation Musculaire x Posture réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que lorsque la posture des avant-bras était similaire, l'erreur absolue était plus grande pour le couplage neuromusculaire non-homologue que pour le couplage neuromusculaire homologue (respectivement 16,8° et 13°). En résumé, dans les deux conditions de posture des avant-bras, similaire et dissimilaire, l'erreur absolue était plus grande lorsque les mouvements étaient non-isodirectionnels. De plus, pour le couplage neuromusculaire homologue, l'erreur absolue était plus grande dans la condition de posture dissimilaire que dans la condition de posture similaire. D'autre part, pour le couplage neuromusculaire non-homologue, l'erreur absolue était plus grande pour les mouvements réalisés avec des postures similaires que ceux réalisés avec des postures dissimilaires. Ces résultats suggèrent que l'effet du couplage neuromusculaire était fonction des changements de direction du mouvement. En résumé, un décalage de phase plus important était systématiquement observé pour les mouvements non-isodirectionnels indépendamment du couplage neuromusculaire ou de la posture des avant-bras (Figure 70).

Afin de confirmer cette hypothèse, nous avons réalisé une ANOVA 2 (Direction) x 2 (Posture) x 12 (Fréquence) à mesures répétées sur l'erreur absolue de la phase relative observée pour chaque sujet dans chacune des conditions expérimentales. Cette analyse a révélé un

effet principal de la Direction ($F(1,8)=13.8, p<.01$) ainsi qu'un effet principal de la Fréquence ($F(11,88)=3.26, p<.001$).

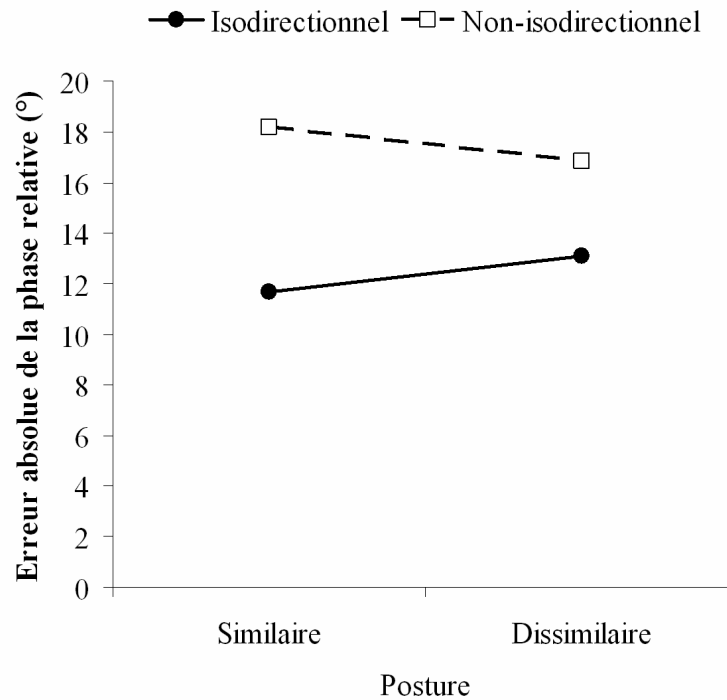


Figure 71 : Erreur absolue de la phase relative pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la posture des avant-bras (similaire ou dissimilaire)

Pour les deux conditions de posture, similaire et dissimilaire, l'erreur absolue était plus grande pour les mouvements non-isodirectionnels que pour les mouvements isodirectionnels (Figure 71). De plus, l'analyse post-hoc de l'effet de la Fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que l'erreur absolue était plus grande aux quatre fréquences intermédiaires qu'à la fréquence la plus basse et que l'erreur absolue à la fréquence la plus haute était significativement supérieure au troisième niveau de fréquence.

3.3. Discussion

Nous avons montré lors des expériences précédentes que les contraintes neuromusculaires et directionnelles influençaient significativement en coalition l'émergence des patrons de coordination (Salesse, Oullier et Temprado, 2005 ; Salesse, Temprado et Swinnen, 2005). Pourtant, dans le cas des coordinations bimanuelles, un grand débat subsiste concernant la nature combinée ou dissociée de l'effet de ces contraintes sur la dynamique des coordinations. Plusieurs travaux récents, ainsi que les expériences que nous avons réalisées, plaident en faveur de l'hypothèse d'une coalition de ces contraintes (Li et al., 2004 ; Temprado et al., 2003 ;

Salesse, Oullier et Temprado, 2005). En revanche, les résultats obtenus par Park, Collins et Turvey (2001) suggèrent que les contraintes neuromusculaires et directionnelles avaient des effets dissociés respectivement sur la stabilité et la précision des patrons de coordination dans une tâche de coordination de pendules manuels. De manière plus spécifique, Park, Collins et Turvey (2001) ont émis l'hypothèse que l'erreur de la phase relative mettait en évidence l'influence de la contrainte directionnelle, c'est-à-dire l'influence de la direction relative des membres d'un point de vue extérieur au sujet (isodirectionnel ou non-isodirectionnel) alors que la variabilité de la phase relative mettait en évidence l'influence de la contrainte neuromusculaire, c'est-à-dire l'influence du type d'activation musculaire (homologue ou non-homologue). Nous soutenons toutefois l'idée selon laquelle les résultats observés par Park, Collins et Turvey (2001) pourraient être attribués au fait qu'ils ont comparé des patrons de coordinations réalisés dans différents plans de mouvement (sagittal et frontal). En effet, les travaux présentés dans le chapitre précédent (Salesse, Oullier et Temprado, 2005 ; Salesse, Temprado et Swinnen, 2005) suggèrent que le plan de mouvement joue un rôle dans l'issue de la compétition entre les contraintes neuromusculaires et directionnelles. L'étude que nous venons de présenter avait pour but d'étudier les effets des contraintes neuromusculaires et directionnelles sur la stabilité et la précision des patrons de coordination réalisés dans le plan de mouvement sagittal à l'aide d'une tâche de coordination de pendules manuels.

3.3.1. Effets du couplage neuromusculaire sur la stabilité des patrons en fonction de la posture des avant-bras

Afin de manipuler séparément les contraintes directionnelles (mouvements isodirectionnels ou non-isodirectionnels) et neuromusculaires (couplage musculaire homologue ou non-homologue), nous avons utilisé la procédure classique de modification de la posture des avant-bras. Cependant la modification de la posture des avant-bras peut vraisemblablement altérer en partie les patrons d'activation musculaires en abduction et en adduction des poignets du fait que ce changement de position s'accompagne nécessairement de changements du contexte neuromécanique de réalisation de la tâche (Carson et Riek, 1998 ; Li et al., 2004). C'est pourquoi nous avons réalisé une première analyse afin de tester comment la posture des avant-bras (similaire ou dissimilaire) influençait la variabilité de la phase relative des couplages musculaires homologue et non-homologue.

Les résultats ont montré que lorsque la position des avant-bras était dissimilaire, aux plus basses fréquences, la variabilité de la phase relative des patrons de coordination produits par l'activation simultanée des muscles non-homologues était plus importante que celle résul-

tant des patrons de coordination produits par l'activation simultanée des muscles homologues. En revanche, lorsque les avant-bras étaient placés dans une posture similaire, les deux patrons d'activation musculaire n'étaient pas significativement différents. De plus, la variabilité de la phase relative n'augmentait significativement lorsque les avant-bras étaient dans une posture dissimilaire que lorsque les patrons de coordination étaient produits par l'activation simultanée des muscles non-homologues. Ces résultats suggèrent que dans ces conditions, la posture dissimilaire des avant-bras altère les patrons de coordination musculaires non-homologues produisant des mouvements d'abduction/adduction des poignets. Il en résulte une domination des effets de la contrainte neuromusculaire sur la stabilité des patrons de coordination. Toutefois, il reste important de mentionner que ces effets de déstabilisation peuvent être dus aux changements de postures qui modifient la longueur des muscles et le moment des forces qu'ils produisent (Li et al., 2004). Cette hypothèse est appuyée par les résultats obtenus lors de précédentes études manipulant la posture des avant-bras (pronation/supination) sur des tâches d'abduction/adduction des poignets dans lesquelles à la fois la posture (Li et al., 2004) et le contexte mécanique (Carson et al., 2000) étaient manipulés.

Lorsque les avant-bras étaient positionnés dans une posture similaire, aucune différence significative de stabilité n'a été observée entre les deux types de couplage musculaire homologue et non-homologue. Ce résultat est singulier car il diffère de ceux classiquement observés dans les tâches de coordination de pendules manuels (Turvey, Roseblum, Schmidt et Kugler, 1986 ; pour une revue, Schmidt et Turvey, 1995). Quoi qu'il en soit, ces résultats préliminaires avaient pour but de tester séparément les effets respectifs des contraintes neuromusculaires et spatiales sur la stabilité et la précision des patrons de coordination.

3.3.2. Effets des contraintes neuromusculaires et directionnelles sur la variabilité et l'erreur absolue de la phase relative

Les analyses réalisées sur les conditions dans lesquelles les patrons de coordination étaient réalisés lorsque les avant-bras étaient dans une posture similaire montrent que la variabilité de la phase relative ne diffère pas significativement entre les couplages musculaires homologue et non-homologue. En revanche, la précision des patrons de coordination était plus faible pour les patrons produits par l'activation simultanée des muscles non-homologues que pour les patrons produits par l'activation simultanée des muscles homologues. Ce résultat montre que les effets des patrons en phase (homologue/isodirectionnel) et en antiphase (non-homologue/non-isodirectionnel) diffèrent selon que l'on considère la stabilité ou la précision des coordinations. En effet, même si la variabilité de la phase relative ne diffère pas entre les

deux patrons, le patron en phase était plus précis que le patron en antiphase. L'interprétation de ces résultats en rapport avec les caractéristiques spatiales de ces patrons suggère que les patrons isodirectionnels (et de fait produits par l'activation simultanée des muscles homologues) sont plus précis que les patrons non-isodirectionnels (non-homologues).

Lorsque les avant-bras étaient placés dans une posture dissimilaire, les résultats observés confirment l'hypothèse d'une dissociation des effets des contraintes neuromusculaires et directionnelles sur la stabilité et la précision des patrons de coordination. En effet, dans ces conditions, la variabilité de la phase relative était plus importante pour les patrons résultant de l'activation simultanée des muscles non-homologues (isodirectionnels) que pour les patrons résultant de l'activation simultanée des muscles homologues (non-isodirectionnels). Cependant, des résultats opposés ont été observés sur la précision des patrons de coordination. En effet, l'erreur de la phase relative était moins importante pour les patrons résultant de l'activation simultanée des muscles non-homologues (isodirectionnels) que pour les patrons résultant de l'activation simultanée des muscles homologues (non-isodirectionnels). De la même manière que pour les conditions dans lesquelles les avant-bras étaient placés dans une posture similaire, l'interprétation de ces résultats par rapport aux caractéristiques spatiales de ces patrons suggère que les patrons isodirectionnels (et de fait produits par l'activation simultanée des muscles homologues) sont plus précis que les patrons non-isodirectionnels (non-homologues).

L'ensemble de ces résultats montre que la variabilité et la précision des patrons de coordination dépendent de deux contraintes différentes, respectivement la contrainte neuromusculaire et la contrainte directionnelle. Ce résultat n'a été rapporté dans aucune autre tâche de coordination. La question qui se pose alors est de savoir si le phénomène de dissociation des contraintes est spécifique à la tâche de coordination des pendules manuels ou s'il apparaît systématiquement dans des conditions particulières qui se trouvent reproduites dans le paradigme des pendules bimanuels.

Afin de répondre à cette double question, nous émettons les hypothèses suivantes. Tout d'abord, il a été montré dans la littérature que le paradigme de coordination de pendules manuels possède des spécificités en terme de signature dynamique par rapport aux autres tâches de coordination multi-segmentaires. En effet, Kugler et Turvey (1987) puis Schmidt, Shaw et Turvey (1993) ont montré dans une tâche de coordination de pendules que des transitions de phases n'étaient pas observées lorsque la fréquence d'oscillation augmentait. Ce résultat ne correspond pas aux données de la littérature obtenues lors de tâches de coordination différentes. En effet, il est maintenant bien connu que lorsque la fréquence d'oscillation aug-

mente, une transition de phase abrupte et spontanée se produit du patron de coordination le moins stable vers le patron de coordination le plus stable. Pourtant, Park, Collins et Turvey (2001) ont observé des transitions de phase dans une tâche de coordination de pendules manuels dans le plan coronal. Ce résultat n'est pourtant pas surprenant dans la mesure où de récents travaux ont montré que les transitions de phases peuvent être dues à l'effet de la préférence à réaliser des mouvements en symétrie miroir de part et d'autre du plan sagittal médian du corps (Temprado et al., 2003). Ces résultats suggèrent que la tâche de coordination de pendules a un comportement particulier par rapport aux autres tâches de coordinations multi-segmentaires. Schmidt et Lee (1998) ont proposé une hypothèse pour expliquer le faible nombre (si ce n'est l'absence) de transitions dans le paradigme de coordination de pendules dans le plan sagittal. Dans ce paradigme expérimental, lorsque l'on fait osciller les pendules, le centre de gravité du corps oscille dans le plan sagittal davantage pour le patron isodirectionnel que pour le patron non-isodirectionnel. Ce facteur de stabilité posturale accrue pour le patron non-isodirectionnel rentre alors en compétition avec la stabilité intrinsèque des coordinations et peut dès lors se traduire par une absence de transition pour les deux modes de coordination. Cependant, cette explication ne peut être retenue dans le cadre de la présente étude dans la mesure où le dos des sujets était plaqué contre un support vertical empêchant ainsi tout mouvement des épaules et particulièrement les mouvements antéropostérieurs. En revanche, des expériences portant sur le recrutement d'un nouveau degré de liberté dans les tâches de coordination bimanuelles ou de pendules (Buchanan, Kelso, deGuzman et Ding, 1997 ; Fink, Kelso, Jirsa et DeGuzman, 2000) ont montré que les degrés de liberté biomécaniques sont recrutés en fonction des contraintes spatio-temporelles pour stabiliser les différents patrons et que la phase relative ne rend pas compte à elle seule de l'ensemble du comportement. Les résultats obtenus par Fink, Kelso et al. (2000) sont en accord avec les nôtres dans la mesure où ils observent moins de transitions de phase dans le plan sagittal que dans le plan frontal. De plus, les résultats obtenus dans ces expériences montrent que le recrutement se fait depuis les mouvements d'abduction-adduction des poignets vers les mouvements de rotation en pronation et supination des avant-bras. Ces résultats suggèrent qu'en contraignant le mouvement des pendules au plan sagittal, nous avons modifié mécaniquement la dynamique de coordination. Ainsi, en limitant le mouvement au plan sagittal, nous avons empêché au système la réorganisation nécessaire pour faire face aux pertes de stabilité et ainsi modifié potentiellement l'expression de la coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles (Li et al., 2004 ; voir Milliex, Calvin et Temprado, 2005 pour des conclusions divergentes). Contrairement aux autres coordinations que nous avons étudiées, l'augmentation de fréquence n'a pas

été accompagnée d'une augmentation du nombre de transitions de phase quel que soit le patron de coordination demandé. En revanche, les sujets étaient incapables physiquement d'atteindre un niveau de fréquence suffisant pour voir apparaître les transitions de phase. Toutefois, les travaux de Fink, Kelso et al. (2000) montrent que les sujets pouvaient atteindre des fréquences de 3Hz et que dans ce cas, les mouvements d'abduction-adduction dans le plan sagittal recrutaient systématiquement des mouvements symétriques dans le plan coronal indépendamment du patron initialement réalisé dans le plan sagittal. Ces résultats suggèrent donc que dans le paradigme des coordinations de pendules, la coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles ne peut être observée que lorsque les mouvements des pendules ne sont pas contraints au seul plan sagittal. En effet, alors que nous avons observé un effet déstabilisateur du patron résultant de l'activation des muscles non-homologues dans des postures dissimilaires, les résultats de Fink, Kelso et al. (2000) suggèrent le possible recrutement du plan coronal pour maintenir le degré de symétrie des coordinations. L'analyse de l'erreur absolue de la phase relative confirme cette hypothèse dans la mesure où les mouvements spatialement symétriques par rapport au plan sagittal médian du corps étaient plus précis que les mouvements dissymétriques.

Enfin, il a été montré dans la littérature que la différence de fréquence propre entre les oscillateurs avait un impact sur la moyenne de la phase relative. C'est-à-dire que plus grande est cette différence, plus la valeur de la phase relative s'écarte de sa valeur de référence à 0° ou 180°. Or, une étude récente réalisée par Li et al. (2004) a montré que le changement de posture de l'avant-bras affectait la localisation de l'attracteur à 0° ou 180° selon que les postures sont similaires ou dissimilaires dans des tâches de coordination d'abduction et d'adduction des poignets. Ainsi, nous supposons que contrairement aux autres tâches de coordination de la littérature impliquant la flexion et l'extension des membres ou leur rotation, le paradigme de coordination des pendules manuels, en impliquant la coordination des abducteurs et des adducteurs, donne un impact très important à la position des avant-bras par rapport au patron d'activation musculaire. En d'autres termes, dans ce paradigme particulier, la modification de la position de l'avant-bras peut jouer un rôle non négligeable sur la manière dont les contraintes neuromusculaires et directionnelles jouent sur la stabilité et la précision des coordinations.

Au terme de cette expérience, on peut penser que la dissociation des contraintes neuromusculaires et directionnelles observée dans notre tâche de coordination de pendules manuels résulte en partie des spécificités du paradigme (Kugler et Turvey, 1987). Cependant, en contraignant le mouvement des pendules au seul plan sagittal résultant de l'activation simultanée ou alternée des adducteurs et des abducteurs du poignet, nous avons également contraint

le système neuro-musculo-squelettique à un régime de contraintes dans lequel les réorganisations stabilisantes résultant de la coalition de ces contraintes ne pouvaient pas s'exprimer (Fink, Kelso et al., 2000). Des études ultérieures doivent cependant être conduites afin de vérifier ces hypothèses.

**CHAPITRE IV : LES DÉTERMINANTS VISUELS DE LA
CONTRAINTES SPATIALE
CADRE THEORIQUE**

Au cours des expériences précédentes, nous avons étudié et discuté le rôle joué par les contraintes neuromusculaires et directionnelles ainsi que la nature de leur interaction (coalition et/ou dissociation) sur la dynamique des coordinations multi-segmentaires et les conditions dans lesquelles ces contraintes s'exprimaient (type de tâche, plan de mouvement, etc.). Une question se pose concernant la contribution respective des facteurs perceptifs ou moteurs à la dynamique des coordinations sensorimotrices (Carson, 2004 ; Li et al., 2004 ; Mechsner et al., 2001 ; Oullier et al., 2005 ; Swinnen, Puttemans, Vangheluwe, Wenderoth, Levin et Dounskaia, 2003 ; Temprado et Salesse, 2004 ; Temprado et al., 2003). Nous avons montré que les contraintes neuromusculaires et directionnelles influençaient toutes deux la dynamique des coordinations inter-segmentaires, mais nos résultats ont également suggéré que cette dynamique pouvait être sous-tendue par le degré de symétrie informationnelle présent dans ces coordinations. Dans cette perspective, nous avons étudié quel support informationnel était utilisé par ces différentes contraintes neuromusculaires et directionnelles. Alors que le support perceptif et moteur de la contrainte neuromusculaire a été largement étudié (pour des revues, Carson, 2005 ; Carson et Kelso, 2004), le support perceptif de la contrainte directionnelle a été peu étudié (Bingham, Zaal, Shull et Collins, 2001 ; Bingham, 2005 ; Mechsner et al., 2001). Les études qui vont suivre présentent les travaux que nous avons réalisés afin de comprendre le rôle joué par la vision comme support perceptif de la contrainte directionnelle dans les coordinations inter-segmentaires.

1. Isodirectionnalité et perception visuelle : le principe de groupement perceptif

Des études sur le jugement de la phase relative entre deux stimuli visuels se déplaçant ensemble ont mis en évidence les principes de « groupement perceptif » qui semblent gouverner la stabilité des patrons visuellement perçus. Le groupement perceptif visuel fait référence aux principes d'organisation perceptive permettant et facilitant la détection et la reconnaissance de certains types de structures visuelles. Des preuves expérimentales en faveur des principes de « groupement perceptif » ont été apportées par des travaux suggérant que les scènes visuelles, caractérisées par des stimuli se déplaçant dans la même direction par rapport à un cadre de référence externe au sujet, sont visuellement perçues de manière plus stable et plus précise que dans les autres types de déplacements (Bingham, Schmidt et Zaal, 1999 ; Johansson, 1973, 1975 ; Zaal, Bingham et Schmidt, 2000).

Bingham, Zaal, Shull et Collins (2001) ont étudié la perception de la phase relative visuelle dans une tâche de jugement de la variabilité et de la précision de la phase relative. La phase relative visuelle était présentée à l'aide de deux cercles placés l'un au dessus de l'autre.

Les deux cercles se déplaçaient dans des directions identiques, des directions opposées, et des relations intermédiaires correspondant à des phases relatives spatiales allant de 0° à 180° par pas de 30°. Les résultats de cette expérience ont montré que la perception de stimuli visuels se déplaçant dans la même direction (d'un point de vue extérieur au sujet) était plus stable et plus précise que lorsque les cercles se déplaçaient dans des directions opposées. De plus, les autres relations de phase étaient moins bien perçues que les patrons en phase et en antiphase. Enfin, lorsque la fréquence d'oscillation des cercles augmentait, seul le patron en phase demeurait correctement perçu. Si nous faisons l'hypothèse d'une contribution de l'information visuelle à la stabilité des coordinations multisegmentaires, alors ces résultats sont concordants avec ceux de la littérature concernant les coordinations inter-segmentaires réalisées dans le plan de mouvement sagittal (Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Buchanan et Kelso, 1993 ; Carson et al., 1995 ; Kelso, Buchanan et Wallace, 1991 ; Salesse, Oullier et Temprado, 2005 ; Salesse, Temprado et Swinnen, 2005) mais pas dans le plan de mouvement transversal où les patrons les plus stables correspondent généralement à des déplacement des membres dans des directions opposées (d'un point de vue extérieur au sujet). Des résultats similaires ont été observés dans les travaux réalisés à l'aide des paradigmes de coordination entre deux personnes (où seul un couplage de nature visuelle est possible ; Schmidt, Carello et Turvey, 1990 ; Schmidt et Turvey, 1994 ; Temprado et Laurent, 2004 ; De Rugy, Salesse, Oullier et Temprado, 2006), ou des paradigmes de synchronisation entre des mouvements du bras et des stimuli externes (Buekers, Bogaerts, Swinnen et Helsen, 2000 ; Wimmers, Beek et van Wieringen, 1992). En effet, Wimmers, Beek et van Wieringen (1992) ont mis en évidence dans une tâche de synchronisation entre un membre supérieur et un stimulus externe visuel l'existence de patrons préférentiels stables phase et antiphase dans cette tâche, la phase correspondant à un déplacement du stimulus et du membre dans la même direction et l'antiphase dans des directions opposées (par rapport à un point de vue externe au sujet). Les résultats de cette étude ont montré que les patrons caractérisés par un déplacement du stimulus et du membre dans la même direction étaient plus stables et plus précis que lorsqu'ils se déplacent dans des directions opposées. Schmidt, Carello et Turvey (1990) ont obtenu des résultats similaires dans une tâche de coordination entre deux personnes couplées visuellement. Dans cette expérience, les sujets devaient réaliser des mouvements de balancement de leur jambe opposée en se regardant. Les résultats montrent que le patron en phase (flexion - flexion) est plus stable que le patron en antiphase (flexion – extension). Nous avons obtenu des résultats similaires dans une tâche de coordination interpersonnelle de pendules manuels (de Rugy et al. 2006). Notons toutefois que la force du couplage visuel entre deux sujets est toujours plus

faible que celle des couplages (visuel, proprioceptif, nerveux, mécanique) entre les deux membres d'un même sujet (Schmidt, Carello et Turvey, 1990).

L'ensemble de ces résultats indique que dans les tâches de coordination impliquant de manière prépondérante le couplage visuel, les principes de groupement visuel contraignent la perception d'une information spécifique au phasage relatif entre les mouvements des membres et contribuent ainsi à la formation d'états stables de coordination. La question qui se pose alors est de savoir si les principes de groupement perceptif visuel restent influents au cours des tâches de coordinations inter-segmentaires impliquant un couplage neuromusculaire (central et/ou kinesthésique) entre les deux oscillateurs visuellement perçus.

2. Transformations visuo-motrices et paradigme de coordinations bimanuelles

Afin de mieux comprendre la nature coopérative ou compétitive de l'interaction entre les contraintes neuromusculaires et perceptives visuelles dans les coordinations bimanuelles, plusieurs études ont utilisé des transformations visuo-motrices. Pour cela, on introduit une incongruence entre les patrons de coordination (bimanuels) et leurs conséquences visuelles (Bogaerts, Buekers, Zaal et Swinnen, 2003 ; Byblow, Chua, Bysouth-Young et Summers, 1999 ; Salter, Wishart, Lee et Simon, 2004 ; Weigelt et Cardoso de Oliveira, 2003). Les résultats de ces études ont montré que dans le plan de mouvement sagittal, la stabilité du patron en antiphase (c'est-à-dire le patron impliquant l'activation simultanée des muscles non-homologues et produisant des mouvements dans des directions opposées) est améliorée par la manipulation des informations visuelles. Ceci a été notamment mis évidence par une étude de Bogaerts et al. (2003) au cours de laquelle le mouvement des membres s'effectuait de part et d'autre du plan sagittal médian devant les sujets (Figure 72). Dans cette étude, le patron en phase correspondait à des mouvements isodirectionnels et le patron en antiphase à des mouvements dans des directions opposées. L'information visuelle transformée était manipulée de telle manière que le patron en phase était visuellement perçu en antiphase et le patron en antiphase était visuellement perçu en phase. Quand le patron en antiphase était réalisé avec un affichage visuel isodirectionnel en phase, la stabilité et la précision de la coordination étaient significativement augmentées (Bogaerts et al., 2003). D'autre part, le patron en phase, c'est-à-dire le patron impliquant l'activation simultanée des muscles homologues avec des mouvements dans la même direction, n'était pas affecté par les transformations visuo-motrices. Ces résultats donnent du poids à l'hypothèse selon laquelle dans les tâches de coordination bimanuelle, les contraintes de groupement visuel affectent les coordinations, bien que leur rôle soit secondaire en comparaison avec celui de la contrainte neuromusculaire.

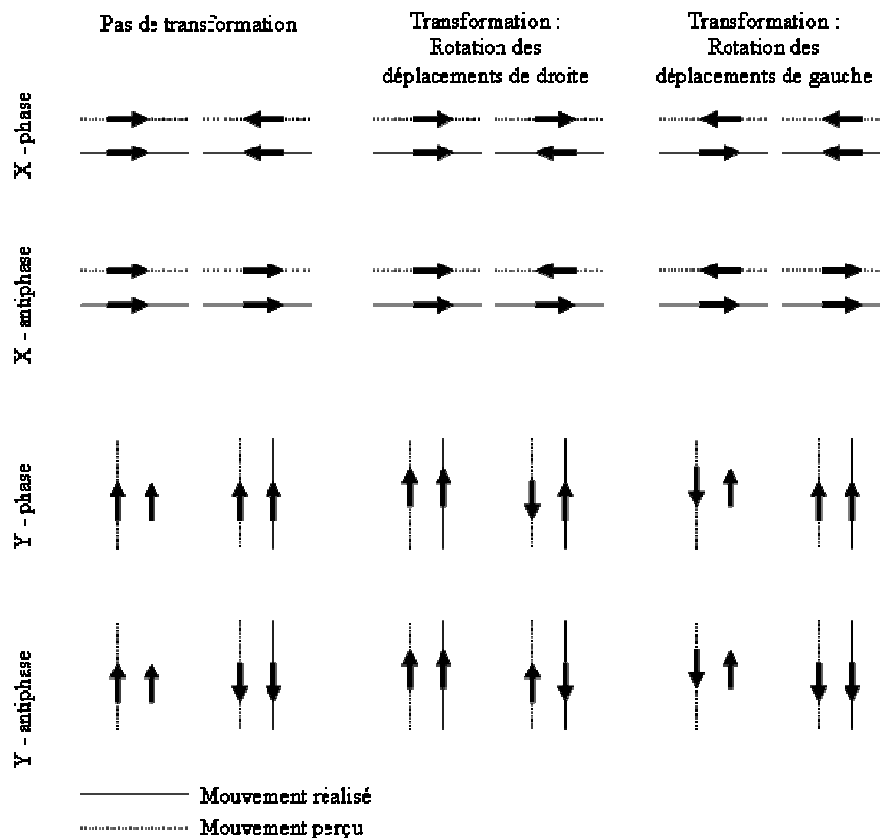


Figure 72 : Patrons de coordination visuo-moteurs corrects (à gauche) ou transformés (à droite) utilisés par Bogaerts et al. (2003, expérience 1).

Des résultats différents ont été observés dans des tâches de coordination bimanuelle réalisées dans le plan de mouvement latéral (Bogaerts et al., 2003 ; Salter et al., 2004). Dans les travaux de Salter et al. (2004) les patrons de coordination impliquaient des mouvements de part et d'autre du plan sagittal médian du corps. Ainsi, le patron en phase correspondait à des mouvements dans des directions opposées (par rapport à un référentiel externe au sujet) alors que le patron en antiphase impliquait des mouvements isodirectionnels. Les informations visuelles transformées impliquaient que le patron en phase apparaisse de manière isodirectionnelle et le patron en antiphase de manière non-isodirectionnelle. Dans cette situation, la vision de stimuli se déplaçant dans des directions opposées déstabilisait le patron en antiphase ; alors que le patron en phase n'était pas affecté par cette transformation visuo motrice. Ces résultats sont en accord avec une large partie de la littérature sur les effets déstabilisateurs de différents types d'informations visuelles transformées dans des tâches de coordination unimanuelle (par exemple, Carnahan, Hall et Lee, 1996 ; Cunningham, 1989, Foulkes et Miall, 2000). Une explication possible est que les sujets étaient en difficulté à cause de l'incongruence entre le patron visuellement perçu et le patron effectivement réalisé (Salter et al., 2004). Dans ce

genre de paradigmes expérimentaux, les informations perçues visuellement peuvent être contradictoires avec les informations perçues par le mouvement lui-même et la commande motrice qui le génère. Dans ce cas, l'incongruence perceptive induite expérimentalement peut conduire à une dégradation systématique des patrons de coordination.

Etant donné ces deux conceptions issues de la littérature, les effets des transformations visuo-motrices sur les coordinations bimanuelles sont encore sujets à débat. Bien que Bogaerts et al. (2003) aient conclu que les transformations perceptives aidaient la production des patrons de coordination (bimanuels), un cadre cohérent est toujours manquant, particulièrement en rapport avec les résultats récents de Salter et al. (2004). Mais au-delà de la simple étude de l'incongruence visuo-motrice, le paradigme d'incongruence devrait permettre de répondre aux questions relatives au groupement perceptif et aux conditions dans lesquelles il se révèle.

3. Problématique

A la lumière de ces travaux, nous nous interrogeons sur le rôle de l'information visuelle sur la stabilité des coordinations inter-segmentaires. De plus, dans la mesure où le principe d'isodirectionnalité semble être un déterminant facilitateur à la fois au niveau moteur et perceptif, nous sommes en mesure de nous interroger sur l'existence d'un principe commun gouvernant à la fois la perception et la production d'un patron de coordination. Nous émettons l'hypothèse que l'information visuelle provenant du déplacement des membres doit moduler la stabilité des patrons de coordination à réaliser. La comparaison entre des conséquences visuelles congruentes ou incongruentes par rapport au mouvement effectivement produit devrait permettre d'étudier la nature du principe (visuel) isodirectionnel comme un facteur contribuant dans la détermination de la stabilité des coordinations rythmiques (Bogaerts et al., 2003 ; Salesse et Temprado, 2005 ; Salesse, Temprado et Swinnen, 2005). Si la perte de stabilité due à la « direction-dépendance » des coordinations motrices est associée à la présence d'informations visuelles, la vision d'un patron de coordination isodirectionnel devrait stabiliser les coordinations bimanuelles alors que la vision d'un patron non-isodirectionnel devrait avoir un effet déstabilisateur.

CHAPITRE V : DÉTERMINANTS DE LA CONTRAINTE SPATIALE

Le but poursuivi au cours des différentes expériences était d'étudier de manière détaillée le support perceptif de la contrainte directionnelle dans différentes tâches de coordination inter-segmentaires (Bingham, Schmidt et Zaal, 1999 ; Mechsner et al., 2001 ; Zaal, Bingham et Schmidt, 2000). Nous avons pour cela d'abord testé le rôle des patrons visuellement perçus dans une tâche de coordination entre le poignet et la cheville avec et sans vision (Salesse, Temprado et Swinnen, 2005), dans une tâche de coordination entre le poignet et la cheville avec une décorrélation des informations visuelles perçues et des mouvements effectivement réalisés (Salesse et Temprado, 2005) et dans une tâche de coordinations bimanuelles dans le plan de mouvement sagittal (Salesse, Oullier et Temprado, 2005).

1. Rôle de la perception visuelle sur la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville (Salesse, Temprado et Swinnen, 2005)

Le premier objectif de cette expérience était d'étudier le rôle joué par la contrainte neuromusculaire sur la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville. Le deuxième objectif était d'étudier dans quelle mesure les contraintes directionnelles (dominantes dans cette tâche de coordination) pourraient résulter de processus d'ordre perceptifs visuels. Afin de tester cette dernière hypothèse, nous avons étudié le rôle de la perception visuelle de la direction relative du mouvement des membres, dans une tâche de coordination entre le poignet et la cheville (réputée dépendante majoritairement des contraintes directionnelles). Bien que les mouvements entre les membres supérieurs et inférieurs produisent évidemment des informations afférentes kinesthésiques et visuelles, peu d'études se sont intéressées au rôle de l'information visuelle sur la stabilité des coordinations entre le poignet et la cheville (voir Debaere, Swinnen et al., 2001 ; Debaere, Van Asshe et al., 2001 ; Salesse et Temprado, 2005 pour de rares exceptions). Selon le principe d'isodirectionnalité, la perception visuelle des déplacements de la main et du pied devrait influencer la stabilité de leur coordination. Dans notre étude, la comparaison de la performance réalisée en condition de vision et en condition sans vision nous a permis d'étudier le rôle du principe d'isodirectionnalité (perceptif visuel) sur les coordinations entre le poignet et la cheville. Nous avons émis l'hypothèse que, comparé à la condition sans vision, la disponibilité des informations visuelles devrait avoir un effet stabilisateur sur les patrons isodirectionnels et déstabilisateur sur les patrons non-isodirectionnels, de manière relativement indépendante du type de couplage musculaire associé isofonctionnel ou non-isofonctionnel (respectivement Fléchisseurs du poignet avec fléchisseurs Plantaires de la cheville FP et Fléchisseurs du poignet avec fléchisseurs Dorsaux de la cheville FD).

1.1. Méthode

Une partie de la méthode et des résultats de cette expérience a déjà été présentée dans le chapitre III.1.2. Il est important de noter toutefois que tous les patrons de coordination étaient réalisés en condition de « vision normale » des membres et en condition « sans vision » des membres. Dans le cas de la vision normale (appelée Avec Vision dans les analyses), les sujets portaient des lunettes transparentes. Dans le cas de l'absence de vision (appelé Sans Vision dans les analyses), les sujets portaient des lunettes complètement opaques. Enfin, dans chacune de ces deux conditions de vision (Avec ou Sans), les sujets étaient disposés dans la posture décrite au chapitre II de manière à pouvoir observer les déplacements de leur main et de leur pied.

1.2. Résultats

1.2.1. Fréquence d'oscillation

Nous avons analysé la différence moyenne entre la fréquence d'oscillation requise (imposée par le métronome) et la fréquence effectivement adoptée par les participants pour chacune des conditions expérimentales. Un score d'erreur était calculé pour chaque essai. Ce score rendait compte de la différence absolue entre la fréquence effective des sujets et celle du métronome. Le degré d'erreur était relativement faible pour l'ensemble des conditions (environ 0,05 Hz). Les données ont été analysées à l'aide d'une ANOVA 2 (Vision) x 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 4 (Fréquence). Cette analyse n'a pas révélé d'effet significatif ($p > .05$).

1.2.2. Nombre de transitions de phase

Des transitions de phase ont été observées dans 10,2% des essais (163 sur 1600) et majoritairement aux deux plus hautes fréquences (1 Hz = 0% ; 1,5 Hz = 4% ; 2 Hz = 38% ; 2,5 Hz = 59%). Nous avons réalisé une ANOVA 2 (Vision) x 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 4 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs. Cette analyse a révélé un effet significatif de la Direction ($F(1,4)=28.9, p < .01$), un effet significatif de l'Activation Musculaire ($F(1,4)=134.1, p < .001$) et une interaction significative entre la Vision, la Direction et l'Activation Musculaire ($F(1,4)=10.02, p < .05$). Davantage de transitions de phase ont été observées pour le patron de coordination non-isodirectionnel que pour le patron isodirectionnel (157 versus 6). Une analyse post hoc de l'interaction entre la Vision, la Direction et l'Activation Musculaire réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a été effectuée. En raison du faible nombre de transitions de phase observées pour le patron de coordination isodirec-

tionnel, aucun effet significatif du couplage neuromusculaire était observé pour ce patron ($p > .05$), nous ne reportons ici que les résultats significatifs pour le patron de coordination non-isodirectionnel.

1.2.2.1. Effets du couplage neuromusculaire

D'une manière générale, le couplage musculaire non-isofonctionnel FD a provoqué significativement plus de transitions de phase que le couplage musculaire isofonctionnel FP (104 versus 59, $p < .05$). En condition de vision, pour le patron de coordination non-isodirectionnel, le patron d'activation musculaire FD transitait beaucoup plus que le patron d'activation musculaire FP (respectivement 54 versus 19, $p < .05$). La différence entre les patrons FP et FD était plus importante en condition de vision qu'en condition sans vision dans laquelle les couplages musculaires FP et FD n'étaient pas significativement différents (44 versus 40, $p > .05$) (Figure 73).

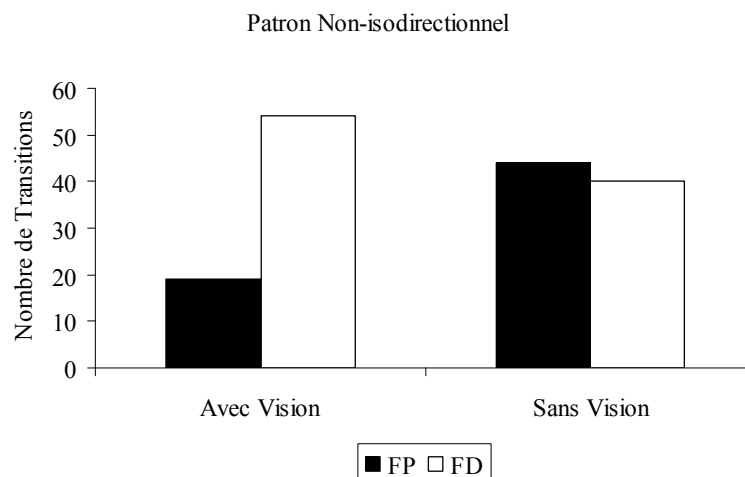


Figure 73 : Nombre de transitions de phase observées pour le patron non-isodirectionnel dans les deux conditions de vision (avec et sans), en fonction du patron d'activation musculaire (FP-FD).

1.2.2.2. Effets de la vision

La grande différence entre le nombre de transitions de phase du patron FP et celui du patron FD observée en condition avec vision résulte du fait que, pour le patron non-isodirectionnel produit par le couplage neuromusculaire FD, le nombre de transitions de phase était légèrement moins important en condition sans vision qu'en condition avec vision (44 versus 54, $p < .05$), alors qu'en revanche, lorsqu'il était produit par une activation musculaire FP, aucun effet significatif de la vision n'était observé (19 versus 40, $p < .07$).

1.2.3. Variabilité de la phase relative

Une analyse de variance (ANOVA) 2 (Vision) x 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 4 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs a révélé un effet significatif de la Fréquence ($F(3,12)=34.4$, $p<.01$). La variabilité de la phase relative augmentait significativement avec la fréquence d'oscillation pour toutes les conditions. L'analyse statistique a également révélé un effet significatif de l'Activation Musculaire ($F(1,4)=7.84$, $p<.05$), une interaction significative entre la Vision et la Direction ($F(1,4)=14.22$, $p<.01$) et une interaction significative entre la Vision, La Direction et l'Activation Musculaire ($F(1,4)=35.8$, $p<.01$).

Les analyses post-hoc de l'interaction entre la Vision, la Direction et l'Activation Musculaire réalisées à l'aide du test de Newman-Keuls ont montré que l'effet de la Direction était modulé à la fois par la Vision et l'Activation Musculaire. En condition de vision, la variabilité du patron non-isodirectionnel était plus importante que celle du patron isodirectionnel pour les deux couplages musculaires FD et FP (FP-Isodirectionnel = $15,8^\circ$; FP-Non-isodirectionnel = $17,9^\circ$; FD-Isodirectionnel = $14,9^\circ$ et FD-Non-isodirectionnel = $23,7^\circ$) (Figure 74A), alors qu'en l'absence de vision, ce n'était le cas que pour le patron d'activation musculaire FD ($19,8^\circ$ versus $17,3^\circ$, $p<.05$) (Figure 74B).

1.2.3.1. Effets du couplage neuromusculaire

L'analyse de l'interaction entre la Direction, l'Activation Musculaire et la Vision réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé qu'en condition de vision, la variabilité de la phase relative était plus importante pour le patron FD que pour le patron FP seulement lorsque les mouvements étaient non-isodirectionnels ($23,7^\circ$ versus $17,9^\circ$, $p<.05$) (Figure 74A), alors qu'en l'absence de vision, la variabilité de la phase relative était plus élevée pour le patron FD que pour le patron FP seulement lorsque les mouvements étaient isodirectionnels (21° versus $17,3^\circ$, $p<.05$) (Figure 74B).

1.2.3.2. Effets de la vision

Ces résultats reflètent l'effet de stabilisation et de déstabilisation de la suppression des informations visuelles, qui était principalement observé pour les patrons de coordination résultant de l'activation musculaire FD. Comme illustré sur la Figure 74C, lorsque les mouvements non-isodirectionnels sont produits par le patron FD, une variabilité plus importante est observée en condition de vision qu'en l'absence de vision ($23,7^\circ$ versus $20,9^\circ$, $p<.05$). En revanche, les coordinations isodirectionnelles étaient significativement moins variables en

condition avec vision qu'en condition sans vision ($14,9^\circ$ versus 21° , $p < .05$). Lorsque les coordinations résultent du couplage FP (Figure 74D), l'effet de stabilisation ou de déstabilisation de la vision n'est pas observé, quelle que soit la direction du mouvement ($p > .05$).

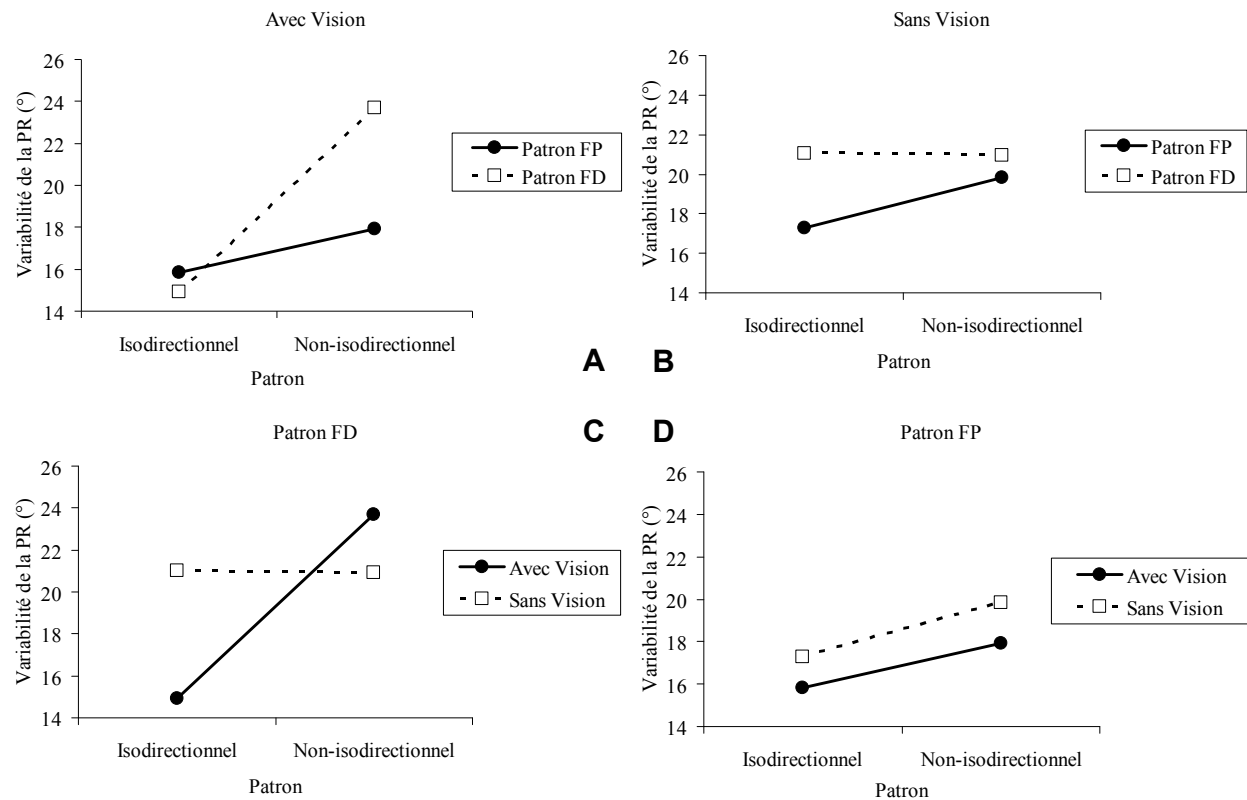


Figure 74 : Variabilité (SD) de la phase relative pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel moyennée entre les différentes fréquences, en fonction des patrons d'activation musculaire (FP et FD) et de la vision (avec ou sans). (A) Avec Vision ; (B) Sans Vision ; (C) Patron FD ; (D) patron FP.

1.2.4. Erreur absolue de la phase relative

Une analyse de variance (ANOVA) 2 (Vision) x 2 (Direction) x 2 (Activation Musculaire) x 4 (Fréquence) à mesures répétées sur l'ensemble des facteurs a révélé un effet significatif de la Fréquence ($F(3,12)=199$, $p < .001$) et un effet significatif de la Vision ($F(1,4)=8.5$, $p < .05$). L'analyse statistique a également révélé une interaction significative entre l'Activation Musculaire et la Fréquence ($F(3,12)=4.06$, $p < .05$), une interaction significative entre la Direction et la Fréquence ($F(3,12)=10.63$, $p < .01$), une interaction significative entre la Vision, la Direction et l'Activation Musculaire ($F(1,4)=41.64$, $p < .01$) et une interaction significative entre la Vision, la Direction, l'Activation Musculaire et la Fréquence ($F(3,12)=7.3$, $p < .01$). Les analyses post-hoc de l'interaction entre la Vision, la Direction, l'Activation Musculaire et la Fréquence réalisées à l'aide du test de Newman-Keuls ont révélé

que l'interaction entre la Vision, l'Activation Musculaire et la Direction était significative aux deux plus hautes fréquences (2 Hz et 2,5 Hz).

En condition de vision, l'erreur absolue de la phase relative était plus importante pour le patron non-isodirectionnel que pour le patron isodirectionnel en condition de couplage neuromusculaire FD (FD-Isodirectionnel = $14,8^\circ$; FD-Non-isodirectionnel = $27,4^\circ$) mais pas en condition de couplage neuromusculaire FP (FP-Isodirectionnel = $16,7^\circ$; FP-Non-isodirectionnel = $16,1^\circ$) (Figure 75A). En condition sans vision, aucune différence significative entre les patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels n'était observée en condition de couplage neuromusculaire FD (FD-Isodirectionnel = $21,8^\circ$; FD-Non-isodirectionnel = $22,5^\circ$). En revanche, l'erreur absolue de la phase relative était plus importante pour le patron non-isodirectionnel que pour le patron isodirectionnel en condition de couplage neuromusculaire FP (FP-Isodirectionnel = $16,3^\circ$; FP-Non-isodirectionnel = $27,3^\circ$) (Figure 75B).

1.2.4.1. Effets du couplage neuromusculaire

Les analyses post-hoc ont révélé qu'en condition de vision, l'erreur absolue de la phase relative était plus importante pour le couplage neuromusculaire FD que pour le couplage neuromusculaire FP lorsque les mouvements sont réalisés dans des directions opposées ($27,4^\circ$ versus $16,1$, $p < .05$). Aucune différence significative entre les deux couplages neuromusculaires n'était observée pour le patron isodirectionnel ($14,8^\circ$ versus $16,7^\circ$) (Figure 75A). En condition sans vision, l'erreur absolue de la phase relative était plus importante pour le couplage neuromusculaire FD que pour le couplage neuromusculaire FP pour le patron isodirectionnel (FD-Isodirectionnel = $21,8^\circ$; FP-Isodirectionnel = $16,3^\circ$) et moins importante pour FD que pour FP pour le patron non-isodirectionnel (FD-Non-isodirectionnel = $22,5^\circ$; FP-Non-isodirectionnel = $27,3^\circ$) (Figure 75B).

1.2.4.2. Effets de la vision

Les résultats révèlent un effet de modulation dû à la présence des informations visuelles. Lorsque les mouvements sont produits par un couplage neuromusculaire FD, la vision conduit à une augmentation de l'erreur absolue de la phase relative pour le patron non-isodirectionnel ($22,5^\circ$ versus $27,4$, $p < .05$), mais à une diminution de l'erreur absolue de la phase relative pour le patron isodirectionnel ($21,8^\circ$ versus $14,8^\circ$, $p < .05$) (Figure 75C). Au contraire, lorsqu'ils sont produits par un couplage neuromusculaire FP, la vision conduit à une diminution de l'erreur absolue de la phase relative pour le patron non-isodirectionnel ($16,1^\circ$

versus $27,3^\circ$, $p < .05$) et n'a pas d'effet sur l'erreur absolue de la phase relative pour le patron isodirectionnel ($16,7^\circ$ versus $16,3^\circ$, $p > .05$) (Figure 75D).

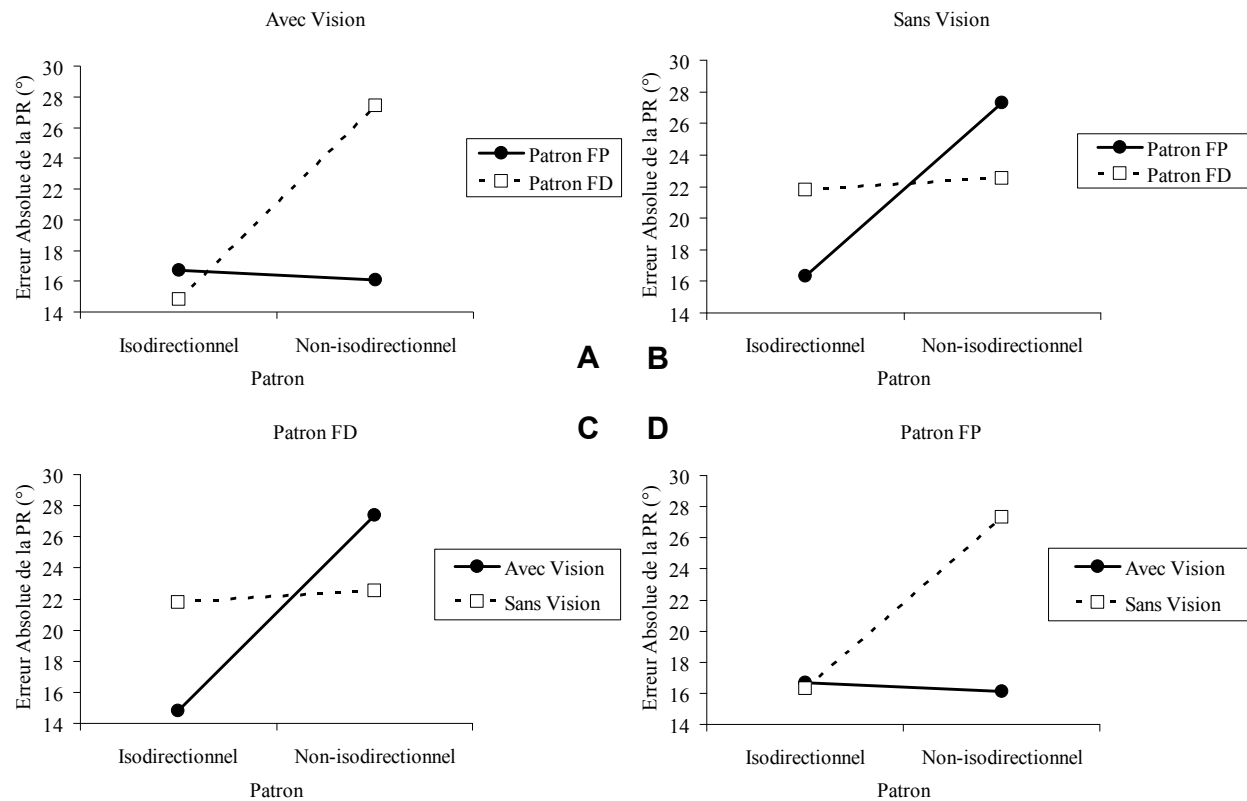


Figure 75 : Erreur absolue de la phase relative, moyennée pour les fréquences à 2 Hz et 2,5 Hz, en fonction du couplage neuromusculaire (FP-FD) et de la vision (avec ou sans). (A) Avec Vision ; (B) Sans Vision ; (C) Patron FD ; (D) patron FP.

1.3. Discussion

Afin de mieux comprendre le rôle des contraintes perceptives visuelles dans la production des patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels des coordinations ipsilatérales entre le poignet et la cheville, nous avons réalisé cette étude. Les hypothèses principales étaient qu'au-delà des résultats sur le principe d'isodirectionnalité dans ce type de coordinations que nous avons mis en évidence au début du manuscrit (c'est-à-dire que les mouvements isodirectionnels devaient être plus stables que les mouvements non-isodirectionnels, que le couplage musculaire FP impliquant l'activation simultanée des muscles isofonctionnels devait être plus stable que le couplage musculaire FD impliquant l'activation alternée des muscles isofonctionnels), la perception visuelle des mouvements des membres dans des directions identiques devrait améliorer la stabilité des coordinations alors que la perception visuelle d'un patron non-isodirectionnel devrait la déstabiliser.

Dans la mesure où nous avons déjà discuté dans la première partie de ce document de l'interaction entre les contraintes neuromusculaires et directionnelles dans les coordinations entre le poignet et la cheville, nous ne discuterons ici que le rôle joué par les contraintes perceptives visuelles sur les coordinations entre le poignet et la cheville ainsi que de la coalition entre les contraintes neuromusculaires, spatiales et visuelles sur la précision des patrons de coordination.

1.3.1. Rôle de l'information visuelle et contrôle des coordinations entre le poignet et la cheville

Afin de déterminer dans quelle mesure la perception de la phase relative visuelle influençait les coordinations entre le poignet et la cheville, nous avons testé les effets de la vision sur la stabilité, la précision et le nombre de transitions de phase des différents patrons. Nos résultats ont montré que les effets de la présence ou de l'absence de la vision étaient différents en fonction à la fois de la direction du mouvement et du couplage neuromusculaire associé. Un résultat intéressant était que lorsque le couplage neuromusculaire était en FD (non-isofonctionnalité neuromusculaire), la présence de la vision stabilisait le patron isodirectionnel et déstabilisait le patron non-isodirectionnel. Ces effets étaient observés sur les deux indices de stabilité, c'est-à-dire sur la variabilité de la phase relative et sur le nombre de transitions de phase. Ce résultat est en accord avec le principe d'isodirectionnalité perceptive visuelle (Bogaerts et al., 2003). En effet, d'après ce principe, la vision du déplacement des membres dans les mêmes directions augmente la stabilité du patron isodirectionnel et diminue celle du patron non-isodirectionnel. Ces résultats suggèrent que les contraintes directionnelles sont au moins en partie basées sur les afférences perceptives dans les coordinations entre le poignet et la cheville. Des travaux ont montré que les actions centrales exercées sur les motoneurones de l'avant-bras et les voies réflexes pouvaient être modulées par différents événements perceptifs durant les coordinations bimanuelles (Byblow et al., 1999 ; Lee, Swinnen et Verschueren, 1995). De plus, les techniques d'imagerie cérébrale (IRMf) ont montré que différentes voies neuronales étaient préférentiellement impliquées selon que les coordinations bimanuelles étaient guidées par un stimulus visuel ou non guidées par ce type de stimuli (Debaere et al., 2003). Nos résultats mis en parallèle avec l'ensemble de ces études nous permettent de suggérer que le rôle des afférences visuelles sur les commandes motrices doit être dissocié du rôle joué par les processus abstraits responsables de l'isodirectionnalité générés au niveau du système nerveux central (Baldiissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Baldiissera et al., 2002 ; Cerri, Borroni et Baldiissera, 2003).

Une question persiste cependant concernant l'impact de l'information visuelle sur la stabilité des coordinations en fonction du couplage neuromusculaire. En effet, un résultat inattendu de cette expérience est que le principe d'isodirectionnalité dans la perception visuelle n'est pas observé pour le couplage neuromusculaire FP alors que la vision influence fortement la stabilité et le nombre de transitions de phase pour les patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels pour le couplage neuromusculaire FD. Une interprétation possible de ces résultats est que le couplage entre les groupes musculaires isofonctionnels provoque une résistance aux manipulations de la vision de la même manière que le couplage neuromusculaire homologue résiste fortement à toutes les manipulations de la vision (Bogaerts, et al., 2003 ; Temprado et al., 1999). Ainsi, le couplage neuromusculaire intrinsèquement le plus stable (FP) était peut-être relativement imperméable aux effets dus à la manipulation de l'information visuelle.

1.3.2. Effets des contraintes neuromusculaires, spatiales et visuelles sur la précision de patrons de coordination

En condition avec vision, pour le couplage neuromusculaire FD, l'erreur absolue de la phase relative était plus importante pour le patron non-isodirectionnel que pour le patron isodirectionnel. En revanche, aucune différence significative n'était observée entre les patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels pour le couplage neuromusculaire FP. De plus, les informations visuelles provenant de la direction relative des membres en déplacement influençaient différemment les patrons FP et FD. Pour le patron FD, la présence de la vision provoquait une augmentation de l'erreur absolue pour le patron non-isodirectionnel et une diminution de l'erreur absolue de la phase relative pour le patron isodirectionnel. Ainsi, alors que la perception visuelle du déplacement des membres dans des directions opposées augmente l'asynchronie entre les membres, la perception visuelle du déplacement des membres dans des directions identiques diminue cette asynchronie. Pour le couplage neuromusculaire FP, la condition avec vision comparée à celle sans vision montre une diminution de l'erreur absolue de la phase relative pour les patrons non-isodirectionnels. Les décalages de phase résultent des différences entre les propriétés mécaniques des membres en déplacement (Jirsa et Kelso, 2004 ; Kelso, DelColle et Schöner, 1990). Ces résultats suggèrent que l'information visuelle provenant de la direction relative du déplacement des membres joue le rôle de paramètre de contrôle de la précision des patrons de coordination.

Afin d'étudier plus en détail le rôle joué par la perception visuelle de la phase relative sur les coordinations entre le poignet et la cheville (réputées dépendantes majoritairement de

la contrainte directionnelle), nous avons réalisé une expérience au cours de laquelle nous avons manipulé la direction de la phase relative perçue indépendamment de celle effectivement produite par le déplacement des membres des sujets.

2. Effets des transformations visuo-motrices sur les coordinations entre le poignet et la cheville : évidence en faveur de l'hypothèse de l'incongruence (Salesse et Temprado, 2005)

Afin de mieux comprendre les contributions des facteurs perceptifs et moteurs à la dynamique des coordinations sensorimotrices, les chercheurs ont développé différents paradigmes expérimentaux relatifs à l'étude du comportement moteur (par exemple, Temprado et al., 2003) ou à l'imagerie cérébrale (par exemple Oullier et al., 2005). Toutefois, un paradigme couramment utilisé est celui de la dissociation entre le mouvement réalisé et ses conséquences perceptives visuelles, ou paradigme d'incongruence. Dans ce cadre expérimental, deux hypothèses mutuellement exclusives s'opposent concernant le rôle des contraintes perceptives visuelles sur la performance des coordinations motrices. Nous avons d'une part l'hypothèse du groupement perceptif selon laquelle la vision d'un mouvement isodirectionnel stabilise la coordination indépendamment des muscles impliqués dans le mouvement (Bogaerts et al., 2003) et d'autre part l'hypothèse de l'incongruence selon laquelle la perception visuelle de la direction relative d'un mouvement différente de la direction relative effectivement réalisée par les sujets déstabilise les patrons de coordination (Salter et al., 2004). Ces hypothèses contradictoires sur les effets des transformations visuo-motrices sur les coordinations bimanuelles sont encore sujettes à débat. Dans la présente étude, le rôle des effets des transformations visuo-motrices sur le mouvement coordonné a été étudié dans une tâche de coordinations entre la main et le pied.

Les coordinations entre les membres supérieurs et inférieurs (par exemple les coordinations entre la main et le pied) se comportent de manière différente des coordinations bimanuelles. En effet, la manipulation de la position de l'avant-bras (c'est-à-dire en pronation ou en supination) a conduit les chercheurs à la conclusion que les contraintes spatiales ou dépendantes de la direction jouaient un rôle primordial dans la stabilité et la précision des patrons de coordination, de manière relativement indépendante du type de muscles impliqués dans le mouvement (Baldissera, Cavallari & Civaschi, 1982 ; Carson et al., 1995). Par exemple, Baldissera, Cavallari et Civaschi (1982) ont étudié les coordinations ipsilatérales entre la main et le pied où les membres se déplaçaient dans la même direction (les deux segments se déplacent simultanément vers le haut et vers le bas de manière isodirectionnelle) ou dans des directions opposées (un segment se déplace vers le haut alors que l'autre se déplace vers le bas de manière non-isodirectionnelle). Ils ont montré que le patron de coordination non-isodirectionnel était plus difficile à réaliser que le patron de coordination isodirectionnel. Ils ont également montré que les transitions de phase se produisaient principalement du patron non-

isodirectionnel vers le patron isodirectionnel. Ces effets ont été observés indépendamment de la position des avant-bras en pronation ou en supination. A notre connaissance, la question selon laquelle les contraintes directionnelles pourraient être situées (au moins en partie) au niveau de la perception visuelle n'a jamais été posée. L'effet facilitateur des mouvements isodirectionnels a été observé à la fois dans des études portant sur la perception visuelle et sur les travaux portant sur les tâches de coordination entre la main et le pied, suggérant l'existence de principes généraux communs gouvernant à la fois les patrons perçus et la génération des coordinations entre la main et le pied (Carson, Welsh et Pamblanco-Valero 2005 ; Debaere, Swinnen et al., 2001 ; Debaere et al., 2003). Ainsi, les coordinations entre la main et le pied semblent constituer un cadre de choix pour étudier l'expression bénéfique ou non des informations visuelles transformées sur la performance motrice.

2.1. But et hypothèses de l'étude

Dans cette étude, les transformations visuo-motrices, consistant à dissocier la direction relative visuellement perçue des membres en mouvement de leur direction effectivement réalisée, a permis d'étudier le rôle des principes de groupement perceptif sur la stabilité et la précision des patrons de coordination entre la main et le pied. Deux hypothèses (exclusives l'une de l'autre) étaient testées. Selon l'hypothèse du *groupement visuel*, il était prédit que le fait d'observer la direction relative entre deux membres en mouvement devrait influencer significativement la stabilité des patrons de coordination rythmiques entre le poignet et la cheville s'ils sont associés avec un patron visuel intrinsèquement stable (c'est-à-dire isodirectionnel). De façon plus spécifique, la vision de stimuli isodirectionnels devrait stabiliser la coordination et inversement, la vision de stimuli non-isodirectionnels devrait déstabiliser la coordination en fonction du patron de coordination effectivement réalisé (isodirectionnel ou non-isodirectionnel). Selon l'hypothèse de *l'incongruence*, la vision d'une information visuelle transformée devrait avoir un effet déstabilisateur à la fois sur le patron de coordination réalisé de manière isodirectionnelle et le patron de coordination réalisé de manière non-isodirectionnelle, quelle que soit la structure visuelle présentée (isodirectionnelle ou non-isodirectionnelle). Enfin, nous ne négligeons cependant pas la possibilité que la stabilité des patrons de coordination pourrait résulter de la commande centrale, qui définit la direction du mouvement (Borroni, Cerri & Baldissera, 2004). En accord avec cette hypothèse, nous ne devrions pas observer d'effet de l'information visuelle transformée.

2.2. Méthode

2.2.1. Participants

Cinq sujets adultes et droitiers (3 hommes et 2 femmes âgés de 22 à 28 ans, 24 ans en moyenne) ont participé à l'expérience. Tous les sujets étaient naïfs quant au but de l'étude. Ils avaient tous une vision normale ou corrigée de manière à être normale. Chaque participant a signé une feuille de consentement volontaire pour participer à cette expérience.

2.2.2. Dispositif expérimental

Les sujets étaient assis sur une chaise multiarticulée dédiée à l'étude des coordinations motrices dans une pièce complètement obscure. Un écran plat (0,4 x 0,32 m) était positionné à 1,20 m en face des sujets (Figure 76). L'avant-bras droit des participants formait un angle de 45° par rapport à l'horizontale. Ils tenaient dans leur main une poignée ajustée par l'expérimentateur de manière à aligner son axe de rotation avec celui du poignet. Le pied droit était attaché à une pédale en aluminium dont l'axe de rotation était aligné avec l'axe de rotation de la cheville. Le déplacement angulaire de la poignée et de la pédale dans le plan sagittal était de 160°, assurant un mouvement libre de toute contrainte mécanique due au dispositif. Les potentiomètres linéaires alignés sur l'axe de rotation de la poignée et de la cheville étaient échantillonnés à 200 Hz. Les mouvements des participants étaient rythmés par un métronome auditif (signal carré de 0,05 s à 3,3 kHz). Les informations visuelles étaient présentées sur l'écran à l'aide de deux points blancs (0,01 m de diamètre), projetés sur un fond noir, représentant la trajectoire instantanée de chacun des membres. L'amplitude verticale maximale de chaque point était de 0,14 m. Le délai entre le mouvement effectivement réalisé et son affichage à l'écran était inférieur à 0,01 s.



Figure 76 : Représentation du dispositif expérimental utilisé dans la tâche de coordination entre le poignet et la cheville au cours de laquelle les informations visuelles étaient manipulées.

2.2.3. Tâche et procédure

Les sujets devaient réaliser des mouvements de flexion et d'extension du poignet droit et de la cheville droite de manière isodirectionnelle ou non-isodirectionnelle selon différentes conditions d'information visuelle, dans le plan de mouvement sagittal. L'avant-bras était placé soit en position de supination (patron isodirectionnel), soit position de pronation (non-isodirectionnel) de telle manière que les patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels nécessitent simultanément la flexion (versus l'extension) du poignet et la flexion dorsale (versus flexion plantaire) de la cheville. Les sujets devaient réaliser ces mouvements à la fréquence imposée par le métronome (1,25 Hz, 1,5 Hz, 1,75 Hz, 2 Hz, 2,25 Hz ou 2,5 Hz) sans pour autant résister à un changement de patron de coordination, c'est-à-dire qu'ils devaient maintenir le patron de coordination initial jusqu'à ce qu'ils sentent que le fait de changer de patron de coordination leur permettrait de réaliser la tâche plus confortablement à la fréquence requise (c'est-à-dire la consigne classique « ne pas résister », voir Kelso, 1984).

Les patrons de coordination isodirectionnels et non-isodirectionnels étaient réalisés dans des conditions d'information visuelle congruente ou incongruente (Tableau 8). Au cours des conditions d'information visuelle congruente, l'information visuelle affichée sur l'écran n'était pas transformée, c'est-à-dire que le sens de déplacement des points correspondait au sens de déplacement effectif des membres dans l'espace. Ainsi, les patrons de coordination isodirectionnels et non-isodirectionnels étaient représentés correctement. Au cours des conditions d'information visuelle non-congruente, l'information visuelle affichée sur l'écran était transformée, c'est-à-dire que le sens de déplacement des points (soit du pied, soit de la main)

correspondait au sens opposé du déplacement effectif des membres dans l'espace. Ainsi, les patrons de coordination isodirectionnels et non-isodirectionnels étaient représentés inversement l'un par rapport à l'autre (c'est-à-dire visuellement perçu non-isodirectionnel pour le patron réalisé isodirectionnel et visuellement perçu isodirectionnel pour le patron réalisé non-isodirectionnel). Pour cette condition incongruente, les informations visuelles étaient générées pour la moitié des essais par une inversion du sens des déplacements de la main et pour l'autre moitié par une inversion du sens des déplacements du pied.

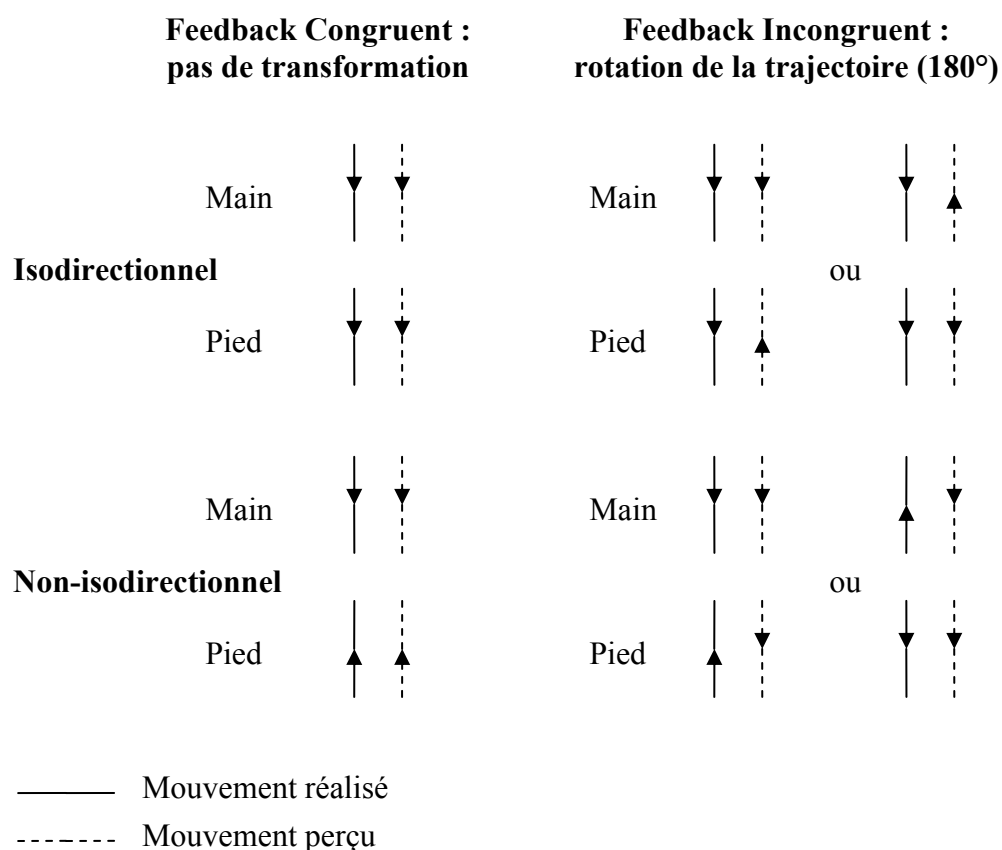


Tableau 8 : Patrons de coordination réalisés et perçus en condition de feedback congruent à gauche et de feedback incongruent à droite.

Les données ont été acquises au cours de quatre sessions de six conditions pour un total de vingt-quatre conditions expérimentales (deux conditions de vision : isodirectionnelle ou non isodirectionnelle ; deux conditions de patron de coordination : isodirectionnel ou non-isodirectionnel ; six fréquences d'oscillation des membres : 1,25 Hz, 1,5 Hz, 1,75 Hz, 2 Hz, 2,25 Hz et 2,5 Hz). Dans chacune des sessions, l'ordre de présentation des conditions expérimentales était réparti de manière aléatoire pour chaque participant. Ils ont effectué huit essais de quinze secondes dans chaque condition. Une période de repos de quinze secondes était proposée entre chaque essai afin de limiter toute fatigue musculaire.

2.2.4. Analyse des données

Les données brutes ont été filtrées en utilisant un filtre passe-bas de second ordre type Butterworth (double passage) à la fréquence de coupure de 10Hz. Les mesures continues de la fréquence du mouvement et son amplitude ont été déterminées à l'aide d'une transformée de Hilbert (Carson, Smethurst, Forner, Meichenbaum et Mackey, 2002), permettant ainsi de saisir les variations temporelle d'amplitude, de phase et de fréquence à une résolution identique à celle de la fréquence d'échantillonnage. La phase relative entre les déplacements du poignet et de la cheville était obtenue à partir de la phase instantanée de chaque signal dérivé de la transformation de Hilbert.

Les transitions de phase étaient déterminées grâce à la méthode décrite au chapitre II. Chaque participant réalisait 8 essais dans 24 conditions expérimentales différentes (2 Vision x 2 Direction x 6 Fréquence). L'ensemble des variables dépendantes (Fréquence d'oscillation, Transitions de phase, Variabilité et Erreur absolue de la phase relative) a été analysé à l'aide d'ANOVAs. Dans les analyses, la « Vision » fait référence aux feedbacks visuels isodirectionnels ou non-isodirectionnels, la « Direction » fait référence aux mouvements (patrons) réalisés isodirectionnels ou non-isodirectionnels et la « Fréquence » fait logiquement référence aux effets de la fréquence d'oscillation des mouvements (de 1,25 Hz à 2,5 Hz).

2.3. Résultats

2.3.1. Fréquence d'oscillation

Nous avons analysé l'erreur absolue entre la fréquence effective des oscillations des sujets et la fréquence imposée par le métronome. Le degré de déviation par rapport au métronome était généralement faible pour toutes les conditions (0,06 Hz). L'ANOVA 2 (Vision) x 2 (Direction) x 6 (Fréquence) à mesures répétées sur ces facteurs n'a pas révélé d'effet significatif ($p > .2$). Ainsi, les effets observés sur les transitions de phase, la variabilité et la précision de la phase relative ne peuvent pas être attribués à des variations de la fréquence d'oscillation par rapport à la fréquence imposée par le métronome.

2.3.2. Transitions de phase

Nous avons réalisé une analyse de variance (ANOVA) 2 (Vision) x 2 (Direction) x 6 (Fréquence) à mesures répétées sur la transformation arc-sinus du pourcentage de transitions de phase (Abdi, 1987) observé pour chacune des conditions expérimentales. L'analyse a révélé un effet significatif de la Direction ($F(1,6)=61.6, p < .001$), un effet significatif de la Fréquence ($F(1,6)=13.45, p < .001$), une interaction significative entre la Direction et la Fréquence

($F(5,20)=7.51$, $p<.001$), une interaction significative entre la Vision et la Fréquence ($F(5,20)=2.56$, $p<.05$) et une interaction significative entre la Vision et la Direction ($F(1,4)=12.44$, $p<.05$). La décomposition post-hoc de l'interaction entre la Direction et la Fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que davantage de transitions étaient observées pour le patron réalisé de manière non-isodirectionnelle que pour le patron réalisé de manière isodirectionnelle excepté à la plus basse fréquence (1,25 Hz) (Figure 77).

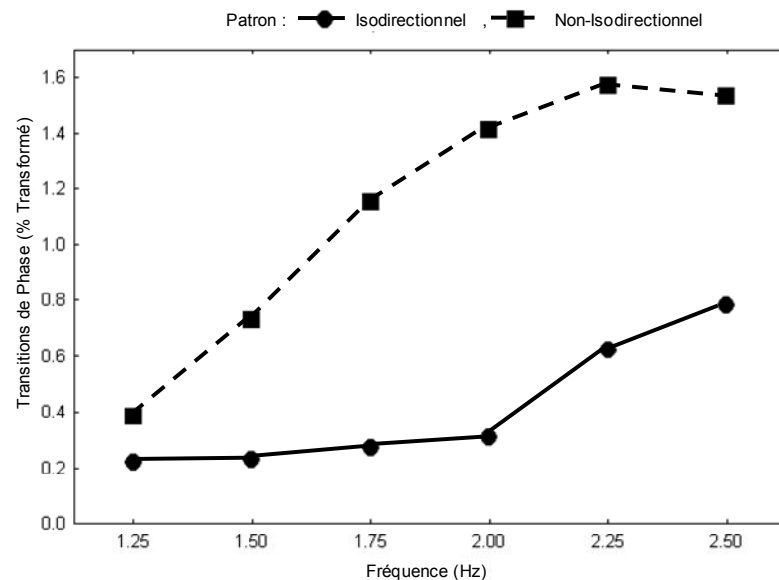


Figure 77 : Pourcentage de transitions de phase observé pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la fréquence d'oscillation.

La décomposition post-hoc de l'interaction entre la Vision et la Fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que davantage de transitions étaient observées pour le patron visuellement perçu de manière non-isodirectionnelle que pour le patron visuellement perçu de manière isodirectionnelle à 1,5 Hz et 2 Hz. Enfin, la décomposition post-hoc de l'interaction entre la Vision et la Direction réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que moins de transitions étaient observées pour le patron réalisé de manière isodirectionnelle que pour le patron réalisé de manière non-isodirectionnelle. De plus, le patron réalisé de manière isodirectionnelle présentait davantage de transitions lorsqu'il était visuellement perçu de manière non-isodirectionnelle ($p<.05$), alors que le patron réalisé de manière non-isodirectionnelle ne présentait aucune différence significative entre les deux conditions de vision (Figure 78).

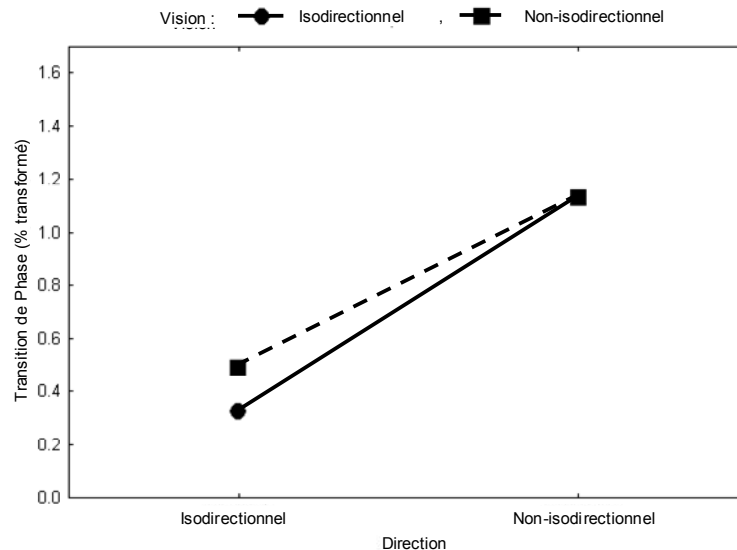


Figure 78 : Pourcentage de transitions de phase observé pour les patrons réalisés de manière isodirectionnelle et non-isodirectionnelle en fonction de la condition de vision (isodirectionnelle ou non-isodirectionnelle)

2.3.3. Variabilité de la phase relative

Nous avons réalisé une analyse de variance (ANOVA) 2 (Vision) x 2 (Direction) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur la variabilité circulaire de la phase relative mesurée pour chaque sujet dans chacune des conditions. Les trois fréquences choisies pour l'analyse (1,25 Hz, 1,50 Hz et 1,75 Hz) étaient celles pour lesquelles les valeurs de la variabilité circulaire avaient été obtenues pour tous les sujets dans toutes les conditions. L'analyse a révélé un effet significatif de la Fréquence ($F(1,6)=5.24, p<.03$), une interaction significative entre la Direction et la Fréquence ($F(2,8)=4.5, p<.04$) et une interaction significative entre la Direction et la Vision ($F(1,4)=12.57, p<.02$). La décomposition post-hoc de l'interaction entre la Direction et la Fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que la variabilité de la phase relative était plus importante pour le patron de coordination non-isodirectionnel que pour le patron de coordination isodirectionnel à la plus haute fréquence (1,75 Hz) (Figure 79).

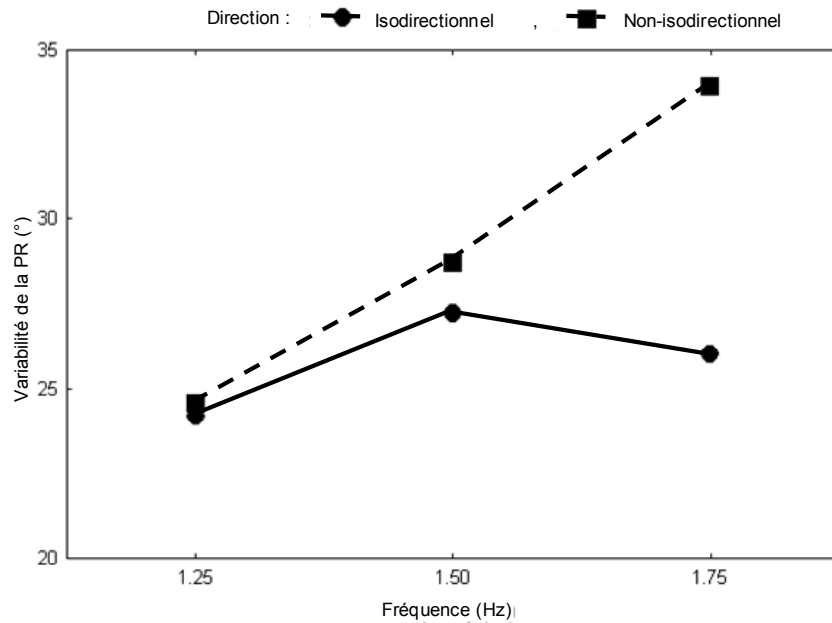


Figure 79 : Variabilité circulaire de la phase relative observée pour les patrons de coordination isodirectionnels et non-isodirectionnels en fonction de la fréquence d'oscillation (1,25 Hz à 1,75 Hz).

La décomposition post-hoc de l'interaction entre la Vision et la Direction réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que pour le patron réalisé de manière isodirectionnelle, la variabilité de la phase relative était plus importante pour le patron visuellement perçu de manière non-isodirectionnelle que pour le patron visuellement perçu de manière isodirectionnelle ($p < .05$). En revanche, pour le patron réalisé de manière non-isodirectionnelle, l'effet inverse était observé puisque la variabilité de la phase relative était plus importante pour le patron visuellement perçu de manière isodirectionnelle que pour le patron visuellement perçu de manière non-isodirectionnelle ($p < .05$) (Figure 80).

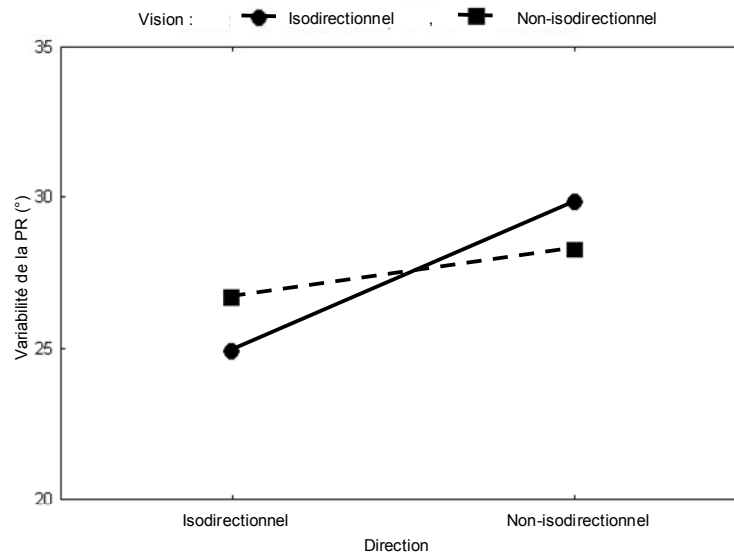


Figure 80 : Variabilité circulaire de la phase relative observée pour les patrons réalisés de manière isodirectionnelle et non-isodirectionnelle en fonction des deux conditions de vision (isodirectionnelle et non-isodirectionnelle)

2.3.4. Erreur absolue de la phase relative

Nous avons réalisé une analyse de variance (ANOVA) 2 (Vision) x 2 (Direction) x 3 (Fréquence) à mesures répétées sur l'erreur absolue de la phase relative mesurée pour chaque sujet dans chacune des conditions. Les trois fréquences choisies pour l'analyse (1,25 Hz, 1,50 Hz et 1,75 Hz) étaient celles pour lesquelles les valeurs de l'erreur absolue de la phase relative avaient été obtenues pour tous les sujets dans toutes les conditions. L'analyse a révélé un effet significatif de la Fréquence ($F(1,6)=11.03$, $p<.001$) et un effet significatif de la Direction ($F(2,8)=25.03$, $p<.001$). La décomposition post-hoc de l'effet de la Fréquence réalisée à l'aide du test de Newman-Keuls a révélé que l'erreur absolue était plus importante pour la plus haute fréquence que pour les deux autres niveaux de fréquence (1,75 Hz = 22,8° ; 1,50 Hz = 17,3° ; 1,25 Hz = 14,2°). De plus, l'erreur absolue de la phase relative était plus importante lorsque les mouvements des membres étaient réalisés de manière isodirectionnelle que lorsqu'ils l'étaient de manière non-isodirectionnelle (respectivement 26,8° versus 9,1°).

2.4. Discussion

Le but de cette étude était d'étudier le rôle joué par les structures visuelles sur les patrons de coordination isodirectionnels et non-isodirectionnels dans les coordinations entre le poignet et la cheville. Puisque les contraintes directionnelles ont été observées à la fois dans les coordinations entre les membres supérieurs et les membres inférieurs, et dans les tâches de perception visuelle (jugement), les coordinations entre le poignet et la cheville proposaient un

cadre idéal pour étudier les rôles joués par les principes de groupement perceptif visuel et les contraintes motrices sur la dynamique des coordinations inter-segmentaires. Les transformations visuo-motrices, en dissociant la direction des mouvements visuellement perçue de la direction relative effective des membres, étaient réalisées sur les deux patrons de coordination isodirectionnel et non-isodirectionnel. Deux hypothèses étaient testées. Selon l'hypothèse du groupement perceptif, nous prédisions que le fait de voir des déplacements isodirectionnels devait améliorer la performance des deux patrons de coordination. Au contraire, nous prédisions que le fait de voir des mouvements non-isodirectionnels devait détériorer la performance des deux patrons de coordination. En revanche, selon l'hypothèse de l'incongruence, la transformation des informations visuellement perçues par rapport au mouvement effectivement réalisé devait détériorer la performance des deux patrons de coordination, quelle que soit la direction visuellement perçue du déplacement des segments (isodirectionnel ou non-isodirectionnel).

Les résultats ont montré que les patrons réalisés de manière isodirectionnelle étaient plus stables que les patrons réalisés de manière non-isodirectionnelle. D'autre part, les mouvements réalisés dans des directions opposées (non-isodirectionnels) étaient plus précis que les patrons correspondant à des mouvements effectués de manière isodirectionnelle. Ces résultats sont en accord avec les travaux ayant utilisé les coordinations entre le poignet et la cheville comme paradigme expérimental (Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Carson et al., 1995). En ce qui concerne le couplage perception-action, les résultats observés sur l'erreur absolue de la phase relative montrent que la précision des patrons n'était pas influencée par la modification des informations visuelles. En revanche, les résultats observés pour la variabilité de la phase relative ont montré que lorsque les mouvements étaient effectués de manière isodirectionnelle, plus de transitions se produisaient lorsque le patron visuellement perçu était non-isodirectionnel. Ce résultat est en accord avec les deux hypothèses : celle du groupement perceptif et celle de l'incongruence. Il montre que la stabilité des patrons de coordination ne dépend pas uniquement de la commande centrale qui définit la direction du mouvement (Borroni, Cerri et Baldissera, 2004). En effet, dans ce cas, aucun effet de la transformation des patrons visuels n'était observé. Pour le patron caractérisé par des mouvements non-isodirectionnels, aucun effet significatif n'était observé entre les deux conditions de vision. Ce résultat est lui-aussi en d'accord avec les deux hypothèses : celle du groupement perceptif et celle de l'incongruence. En effet, selon la première hypothèse, moins de transitions de phase auraient dû être observées pour le patron visuellement perçu de manière isodirectionnelle. D'autre part, selon la seconde hypothèse, plus de transitions auraient dû être observées dans

cette condition. Les résultats observés sur la variabilité de la phase relative complètent ceux des transitions de phase. Comme nous l'attendions, la stabilité des deux patrons de coordination réalisés de manière isodirectionnelle et non-isodirectionnelle était affectée par la modification des informations visuelles. De manière plus détaillée, nos résultats montrent que pour le patron isodirectionnel, la variabilité de la phase relative était plus importante lorsque le patron visuellement perçu était non-isodirectionnel que lorsqu'il était isodirectionnel. Ce résultat corrobore les deux hypothèses : celle du groupement perceptif et celle de l'incongruence. Toutefois, la variabilité de la phase relative du patron réalisé de manière non-isodirectionnelle était plus importante lorsque le patron visuellement perçu était isodirectionnel que lorsqu'il était non-isodirectionnel. Ce résultat n'est en accord qu'avec l'hypothèse de l'incongruence. Pris ensemble, ces résultats montrent que les deux conditions de transformation du patron visuellement perçu déstabilisent les patrons de coordination réalisés. Ces résultats sont en conflits avec ceux observés par Bogaerts et ses collaborateurs (2003) dans une tâche de coordinations bimanuelles réalisée dans le plan de mouvement sagittal. Nos résultats étaient inattendus dans la mesure où de nombreuses études ont montré que les scènes visuelles caractérisées par des stimuli se déplaçant dans la même direction étaient perçues de manière plus stable et plus précise que dans les autres relations de phase (Bingham, Schmidt et Zaal, 1999 ; Bingham et al., 2001 ; Bogaerts et al., 2003 ; Temprado et Laurent, 2004 ; Zaal, Bingham et Schmidt, 2000). Ainsi, il apparaît qu'en dépit de l'existence de principes communs qui semblent influencer à la fois la perception des patrons visuels et la génération des patrons de coordination entre le poignet et la cheville, les principes de groupement perceptif visuel ne semblent pas être utilisés pour produire les coordinations. Ces résultats suggèrent que les propriétés de stabilité des patrons de coordination isodirectionnel et non-isodirectionnel dans les tâches de coordination entre le poignet et la cheville résultent principalement de la combinaison de plusieurs sources d'information. Des expériences ont montré que les efférences centrales et les afférences kinesthésiques jouaient un rôle dominant dans la production des coordinations entre le poignet et la cheville (Baldissera et al., 2002 ; Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982 ; Baldissera et al., 1991 ; Borroni, Cerri et Baldissera, 2004). Nos résultats suggèrent que le rôle des principes de groupement perceptif visuel doit être considéré de façon mineure par rapport aux autres sources d'information (efférentes et afférentes proprioceptives) qui contribuent à la stabilité des coordinations entre le poignet et la cheville (Baldissera et al., 2002 ; Borroni, Cerri et Baldissera, 2004). De plus, cette conclusion converge vers l'idée générale selon laquelle les coordinations motrices résultent de la coalition de contraintes issues de diverses origines, chacune d'entre-elles contribuant à la stabilité des patrons en fonction de

la tâche dans laquelle sont réalisées ces coordinations (pour une vue d'ensemble, Jirsa et Kelso, 2004). Cette conclusion a par ailleurs été déjà évoquée et discutée à la fin du chapitre III.

Néanmoins, nos résultats sont en accord avec une large partie de la littérature portant sur les effets perturbateurs de la manipulation des transformations visuo-motrices dans les tâches de coordinations unimanuelles (Carnahan, Hall et Le, 1996 ; Cunningham, 1989 ; Foulkes et Miall, 2000). Ces travaux suggèrent que les transformations visuo-motrices détériorent la stabilité des coordinations en créant un conflit entre l'information visuellement perçue, la commande centrale, et l'information proprioceptivement perçue. Cette hypothèse est en accord avec l'interprétation courante selon laquelle le guidage visuel du mouvement peut changer les voies neuronales préférentiellement impliquées dans la production des patrons de coordination (Debaere et al., 2003).

CHAPITRE VI : CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

A l'origine de ce travail de thèse, peu de travaux avaient étudié les rôles respectifs des contraintes neuromusculaires et spatiales et de leur interaction dans la dynamique des coordinations inter-segmentaires. Au contraire, de nombreux travaux tendaient à accréditer l'hypothèse d'une cause univoque en fonction du plan de mouvement dans lequel était réalisée la tâche. Ce travail de thèse renoue avec la philosophie initiale de l'approche des patrons dynamiques de coordination en considérant l'émergence des comportements coordonnés comme résultant de l'interaction de plusieurs contraintes de nature différente dans des contextes différents (type de tâche, plan de mouvement, etc.). L'apport conceptuel principal de ce travail a été d'étudier de manière précise et systématique le rôle de chacune de ces contraintes et leur modalité de fonctionnement lors de la réalisation des coordinations inter-segmentaires. Les résultats obtenus nous ont permis de proposer une interprétation originale du phénomène de coalition, débouchant sur le rôle central de la symétrie. Enfin, nous avons étudié le support perceptif visuel de la contrainte directionnelle afin de corroborer l'hypothèse d'une symétrie de nature informationnelle. L'ensemble de ces considérations va être revu dans les parties suivantes. Enfin, nous concluons sur les perspectives scientifiques fondamentales et appliquées proposées par les résultats obtenus lors de ce travail de thèse.

1. La coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles en fonction du plan de mouvement

Les résultats des expériences réalisées au cours de cette thèse permettent de mieux comprendre comment les contraintes neuromusculaires et directionnelles interagissent lors de la réalisation de coordinations bimanuelles réalisées dans le plan de mouvement sagittal. Dans un tel contexte, nos résultats montrent que les contraintes directionnelles sont dominantes sur les contraintes neuromusculaires. Cette conclusion diffère de celle classiquement rapportée lorsque les coordinations sont réalisées dans le plan de mouvement transversal (pour des revues Carson et Kelso, 2004 ; Jirsa et Kelso, 2004 ; Kelso, 1995 ; Swinnen, 2002). Ainsi, nos résultats permettent non seulement de considérer l'émergence des patrons de coordination comme le résultat d'une coalition de plusieurs contraintes mais suggèrent également que le plan de mouvement est un facteur clé servant de médiateur de la coalition des contraintes neuromusculaires et directionnelles dans les coordinations bimanuelles. Il a été récemment suggéré que l'orientation spatiale entre les mouvements des membres, c'est-à-dire le degré de symétrie spatiale entre ces mouvements (plus le degré de symétrie est important plus la coordination est stable et précise), pourrait jouer le rôle d'un paramètre (de conservation/rupture de symétrie) permettant aux autres contraintes (directionnelles et neuromusculaires), dans les

coordinations bimanuelles, d'émerger comme facteur dominant dans la modulation de la stabilité des patrons (voir Fuchs et Jirsa, 2000 ; Lee, Almeida et Chua, 2002). Nos résultats suggèrent que le plan de mouvement dans lequel les coordinations sont réalisées pourrait avoir le même effet.

Ces suggestions, déjà proposées par Temprado et al. (sous presse), ont été confirmées dans l'expérience où nous avons manipulé l'orientation des avant-bras. Nos résultats ont montré de façon précise que le plan de mouvement servait de médiateur à l'expression des contraintes neuromusculaires et directionnelles. En effet, nos résultats montrent que les contraintes neuromusculaires dominantes dans le plan de mouvement transversal (Kelso, 1984 ; Monno et al., 2000 ; pour des revues voir Carson et Kelso, 2004 ; Kelso, 1995 ; Swinnen, 2002 ; voir cependant Mechsner et al., 2001 pour des résultats différents) deviennent secondaires dans le plan de mouvement sagittal. De plus le passage progressif d'un plan vers l'autre obtenu par l'étude des positions intermédiaires a révélé que cette détérioration de la dominance des contraintes neuromusculaires se faisait, elle aussi, de manière progressive. Au contraire, nos résultats montrent que les contraintes directionnelles jouent un rôle secondaire dans le plan de mouvement transversal (Kelso, 1984 ; Monno et al., 2000 ; pour des revues voir Carson et Kelso, 2004 ; Kelso, 1995 ; Swinnen, 2002 ; voir cependant Mechsner et al., 2001 pour des résultats différents) mais qu'elles deviennent dominantes dans le plan de mouvement sagittal. De plus le passage progressif d'un plan vers l'autre obtenu par l'étude des positions intermédiaires a révélé que cette amélioration de la dominance des contraintes directionnelles se faisait elle aussi de manière progressive. Si l'on définit la direction relative du déplacement des membres d'un point de vue externe au sujet, nous pouvons interpréter nos résultats de la manière suivante.

Dans le plan de mouvement sagittal, les patrons isodirectionnels sont plus stables et plus précis que les patrons non-isodirectionnels. En revanche, dans le plan de mouvement transversal, les patrons non-isodirectionnels sont plus stables que les patrons isodirectionnels. De plus, le passage de la dominance isodirectionnelle dans le plan de mouvement sagittal à la dominance non-isodirectionnelle dans le plan transversal se fait de manière progressive. Ce passage progressif où le patron en phase directionnelle dans un cas devient antiphase directionnelle dans l'autre avec toute une gamme d'évolutions intermédiaires s'apparente à une rupture de symétrie. Dans cette expérience, le plan de mouvement semble être un paramètre de rupture de symétrie qui inverse la dynamique spontanée des coordinations bimanuelles. Fuchs et Jirsa (2004) ont proposé un modèle dérivé du modèle HKB (Haken, Kelso et Bunz, 1985) permettant de rendre compte d'une telle rupture de symétrie. Ce modèle, outre le fait de

prédire le passage d'une stabilité centrée sur le patron en phase à une stabilité centrée sur le patron en antiphase en fonction du paramètre de rupture de symétrie, prédit également qu'à hautes fréquences, pour les coordinations caractérisées par un paramètre de contrôle en valeur intermédiaire, la dynamique des coordinations doit perdre progressivement ses attracteurs. En d'autres termes, en position intermédiaire, lorsque la fréquence augmente, on ne doit observer que des dérives (dans ce cas, la distribution de la phase relative est monotone) sans aucune stabilisation sur des attracteurs même fantômes. Une étude détaillée de ce cas de figure doit donc être envisagée ultérieurement afin de tester les prédictions de ce modèle et donc proposer de nouvelles voies pour comprendre le rôle joué par les différentes contraintes sur la stabilité des coordinations motrices.

2. Rôle de la vision sur le principe d'isodirectionnalité et sur la coalition des contraintes perceptives visuelles et neuromusculaires

Les résultats de la première étude du chapitre V ont mis en évidence les conditions dans lesquelles les contraintes neuromusculaires et directionnelles influençaient la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville. Ils sont en accord avec l'idée communément admise selon laquelle les contraintes directionnelles jouent un rôle dominant sur la stabilité des coordinations entre les membres non-homologues. Toutefois, nos résultats ont mis en évidence que les contraintes neuromusculaires jouaient un rôle (secondaire) sur cette stabilité. Ainsi, les principes de groupement musculaire observés dans les tâches impliquant les coordinations entre des membres homologues (mains, doigts ...) peuvent être étendus aux tâches de coordinations entre des membres non-homologues, à condition bien sûr de redéfinir les couplages neuromusculaires dans un contexte d'isofonctionnalité. Cette étude montre également que l'information visuelle module la précision et la stabilité des patrons de coordination. Ainsi, cette expérience propose de nouvelles voies d'investigation, en ce qui concerne le débat actuel qui anime le champ des coordinations motrices, en montrant que la dynamique des coordinations entre le poignet et la cheville est basée sur une coalition des contraintes de diverses origines (voir Jirsa et Kelso, 2004 ; Swinnen et Wenderoth, 2004). Enfin, ces résultats suggèrent que contrairement à de récentes affirmations, la dynamique spontanée des coordinations inter-segmentaires n'est pas le résultat de processus purement perceptifs (Mechsner et al., 2001 ; voir l'issue spéciale du Journal of Motor Behavior de 2004 en réponse à Mechsner pour un débat sur cette question).

Les résultats de la seconde étude complètent ceux de la première. Ils montrent en effet que, contrairement à de récentes suggestions (Bogaerts et al., 2003), la perception visuelle

d'un patron isodirectionnel n'est pas nécessairement un prérequis pour améliorer la performance des patrons de coordination, même s'il s'agit d'un des principes perceptifs les plus remarquables. Plus raisonnablement, nos résultats montrent que l'(in)congruence entre les patrons réalisés et les patrons visuellement perçus est un des facteurs principaux qui déterminent la stabilité des patrons de coordination. Une récente étude réalisée en imagerie cérébrale (Oullier et al., 2005) a mis en évidence l'existence de principes communs responsables de la stabilité des coordinations de manière relativement indépendante de la nature des tâches réalisées. Une question subsiste cependant concernant la généralisation de ces résultats à d'autres coordinations.

L'ensemble de ces résultats suggère que le principe d'isodirectionnalité n'est pas dépendant exclusivement de la perception visuelle (Wilson, Bingham et Craig, 2003 ; Wage-mans, 1995, 1996). De plus, de récentes études neurophysiologiques ont suggéré que des populations de neurones étaient responsables du « codage » exclusif et indépendant de la direction des mouvements (Georgopoulos, 1995 ; Kakei, Hoffman et Strick, 1999, 2001, 2003). Au cours de futures investigations, nous étudierons les principes responsables d'un tel « codage ».

3. Perspectives

L'ensemble des expériences réalisées au cours de ce travail de thèse nous conduisent à la question fondamentale de la définition et de la nature de l'information utilisée par le SNC pour produire des mouvements coordonnés. Nous avons émis l'hypothèse que cette information correspondrait à de la symétrie (ou plutôt à la rupture de cette symétrie). Dans cette perspective, il serait intéressant d'étudier les degrés de symétrie fonctionnelle dans les tâches de coordination à la fois en termes de mouvement et d'activité corticale. En effet, l'idée sous-jacente à cette hypothèse est que la quantité d'information nécessaire au SNC pour produire un mouvement coordonné ne dépend pas du système impliqué dans le mouvement mais de la quantité de symétrie associée à la production de ce mouvement. En d'autres termes, plus le mouvement finalisé se rapprochera de la symétrie, plus le mouvement sera stable et précis. En revanche, la perte de la symétrie s'accompagnera d'une diminution de la performance. Nous proposons alors que la plasticité comportementale et la performance motrice dépendraient de la capacité du SNC à gérer les ruptures de symétrie simultanément. Les applications directes d'une telle approche seraient d'étudier la dégradation des performances motrices chez les personnes atteintes de troubles du comportement et chez les personnes âgées en termes de capacité à gérer les ruptures de symétrie. De manière plus explicite, il serait intéressant d'étudier l'évolution des activités cérébrales chez des sujets jeunes, adultes et âgés afin de montrer que

le processus de vieillissement s'accompagne d'une augmentation de la symétrie des activités cérébrales rendant compte de l'incapacité croissante à gérer des ruptures de symétrie. Un tel programme expérimental permettrait d'apporter une meilleure compréhension des déficits moteurs et de proposer un certain nombre de remédiations adaptées. Cette perspective rend compte d'un changement de niveau d'analyse puisqu'alors que nos expériences avaient pour but d'étudier des comportements spontanés sur des échelles temporelles courtes, nous proposons ici une étude plus longitudinale afin de répondre à la question : « comment vieillit un système dynamique ».

Un deuxième volet développé au cours de ce travail de thèse concernait la mise en évidence du support perceptif visuel de la contrainte de symétrie spatiale. Les résultats de nos différentes expériences suggèrent que la perception visuelle d'un mouvement et la réalisation de ce mouvement sont intimement corrélés. De nombreuses études ont mis en évidence que la détection des formes « gestaltiques » était plus stable, plus précise et plus rapide que celle des autres formes. Dans la mesure où nos travaux montrent que la perception visuelle de mouvements symétriques influence la production de mouvement, nous pouvons nous demander si la perception visuelle d'une telle forme n'affecterait pas sa production (comme dans le cas de l'écriture par exemple). De plus, nous pouvons nous interroger sur l'existence du lien inverse, à savoir si la production d'un mouvement symétrique n'affecte pas la perception visuelle de ce type de mouvement. Retranscrite dans l'exemple de l'écriture, cette question reviendrait à se demander si une rééducation de la lecture ne serait pas possible à partir de l'écriture, notamment dans le cas de la dyslexie qui suscite un engouement particulier au sein du système éducatif.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdi, H. (1987). *Introduction au traitement statistique des données expérimentales*. Grenoble: Presses Universitaires de Grenoble.
- Adams, J.A. (1987). Historical review and appraisal of research on the learning, retention and transfer of human motor skills. *Psychological Bulletin*, 101, 41-74.
- Adams, J.A. (1990). The changing face of motor learning. *Human Movement Science*, 9, 209-222.
- Baldissera, F., Borroni, P., Cavallari, P., & Cerri, G. (2002). Excitability changes in human corticospinal projections to forearm muscles during voluntary movement of ipsilateral foot. *Journal of Physiology*, 539, 903-911.
- Baldissera, F., Cavallari, P., & Civaschi, P. (1982). Preferential coupling between voluntary movements of ipsilateral limbs. *Neuroscience Letters*, 34, 95-100.
- Baldissera, F., Cavallari, P., Marini, G., & Tassone, G. (1991). Differential control of in-phase and anti-phase coupling of rhythmic movements of ipsilateral hand and foot. *Experimental Brain Research*, 83, 375-380.
- Baldissera, F., Cavallari, P., & Tesio, L. (1994). Coordination of cyclic coupled movements of hand and foot in normal subjects and on the healthy side of hemiplegic patients. In S. Swinnen, H. Heuer, J. Massion, & P. Casaer (Eds.), *Interlimb coordination: Neural, dynamical and cognitive constraints* (pp. 230-241). San Diego, CA: Academic Press.
- Bardy, B., Marin, L., Stoffregen, T.A. & Bootsma, R. (1999). Postural coordination modes considered as emergent phenomena. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25, 1284-1301.
- Bénard, H. (1900). Les tourbillons cellulaires dans une nappe liquide. *Revue Générale des Sciences Pures et Appliquées*, 11, 1261.
- Bernstein, N.A. (1967). *The Co-ordination and Regulation of Movements*. Oxford: Pergamon Press.
- Bingham, G.P. (2005). Allometry and space perception: Compression of optical ground texture yields decreasing ability to resolve differences in spatial scale. *Ecological Psychology*, 17, 193-204.
- Bingham, G.P., Schmidt, R.C., & Zaal, F.T. (1999). Visual perception of the relative phasing of human limb movements. *Perception & psychophysics*, 61, 246-258.
- Bingham, G.P., Zaal, F.T., Shull, J.A., & Collins, D.R. (2001). The effect of frequency on the visual perception of relative phase and phase variability of two oscillating objects. *Experimental Brain Research*, 136, 543-552.
- Bogaerts, H., Buekers, M.J., Zaal, F.T., & Swinnen, S.P. (2003). When visuo-motor incongruence aids motor performance: the effect of perceiving motion structures during transformed visual feedback on bimanual coordination. *Behavioral Brain Research*, 138, 45-57.
- Borroni, P., Cerri, G., & Baldissera, F. (2004). Excitability changes in resting forearm muscles during voluntary foot movements depend on hand position: a neural substrate for hand-foot isodirectional coupling. *Brain Research*, 1022, 117-125.
- Buchanan, J.J., & Kelso, J.A.S. (1993). Posturally induced transitions in rhythmic multijoint limb movements. *Experimental Brain Research*, 94, 131-142.

- Buchanan, J.J., Kelso, J.A.S., DeGuzman, G.C. & Ding, M. (1997). The spontaneous recruitment and suppression of degrees of freedom in rhythmic hand movements. *Human Movement Science*, 16, 1-32.
- Buekers, M.J., Bogaerts, H.P., Swinnen, S.P., & Helsen, W.F. (2000). The synchronization of human arm movement to external events. *Neuroscience Letters*, 290, 181-184.
- Byblow, W.D., Chua, R., Bysouth-Young, D.F., & Summers, J.J. (1999). Stabilization of bimanual coordination through visual coupling. *Human Movement Science*, 18, 281-305.
- Byblow, W.D., Chua, R. & Goodman, D. (1995). Asymmetries in Coupling Dynamics of Perception and Action. *Journal of Motor Behavior*, 27, 123-137.
- Calvin, S., Milliex, L., Coyle, T., & Temprado, J.J. (2004). Stabilization and destabilization of perception-action patterns influence the self-organized recruitment of degrees of freedom. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 30, 1032-1042.
- Camazine, S., Deneubourg, J.L., Franks, N.R., Sneyd, J., Theraulaz, G. & Bonabeau, E. (2003). *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton: Princeton University Press.
- Carnahan, H., Hall, C., & Lee, T.D. (1996). Delayed visual feedback while learning to track moving targets. *Research Quarterly For Exercise and Sport*, 67, 416-423.
- Carson, R.G. (1996). Neuromuscular-skeletal constraints upon the dynamics of perception-action coupling. *Experimental Brain Research*, 110, 99-110.
- Carson, R.G. (2004). Governing coordination: Why do muscles matter? In V.K. Jirsa & J.A.S. Kelso (Eds.), *Coordination dynamics: Issues and trends* (pp. 141-154). Berlin: Springer Verlag.
- Carson, R.G. (2005). Neural pathways mediating bilateral interactions between the upper limbs. *Brain Research Review*, 49, 641-662.
- Carson, R.G., Goodman, D., Kelso, J.A.S., & Elliott, D. (1995). Phase transitions and critical fluctuations in rhythmic coordination of ipsilateral hand and foot. *Journal of Motor Behavior*, 27, 211-224.
- Carson, R.G. & Kelso, J.A.S. (2004). Governing coordination: behavioural principles and neural correlates. *Experimental Brain Research*, 154, 267-274.
- Carson, R.G., & Riek, S. (1998). The influence of joint position on the dynamics of perception-action coupling. *Experimental Brain Research*, 121, 103-114.
- Carson, R.G. & Riek, S. (2000). Musculo-skeletal constraints on corticospinal input to upper limb motoneurons during coordinated movements. *Human Movement Science*, 19, 451-474.
- Carson, R.G., Riek, S., Smethurst, C.J., Párraga, J.F.L., & Byblow, W.D. (2000). Neuromuscular-skeletal constraints upon the dynamics of unimanual and bimanual coordination. *Experimental Brain Research*, 131, 196-214.
- Carson, R.G., Smethurst, C.J., Forner, M., Meichenbaum, D.P., & Mackey D.C. (2002). Role of peripheral afference during acquisition of a complex coordination task. *Experimental Brain Research*, 144, 496-505.

- Carson, R.G., Welsh, T.N., & Pamblanco-Valero, M.A. (2005). Visual feedback alters the variations in corticospinal excitability that arise from rhythmic movements of the opposite limb. *Experimental Brain Research*, 161, 325-334.
- Cattaert, D., Semjen, A. & Summers J.J. (1999). Simulating a neural cross-talk model for between-hand interference during bimanual circle drawing. *Biological Cybernetics*, 81, 343-358.
- Cerri, G., Borroni, P., & Baldissera, F. (2003). Cyclic H-reflex modulation in resting forearm related to contractions of foot movers, not to foot movement. *Journal of Neurophysiology*, 90, 81-88.
- Cohen, J. (1969). *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. New York: Academic Press.
- Collins, J.J. & Stewart, I.N. (1993). Coupled nonlinear oscillators and the symmetries of animal gaits. *Journal of Nonlinear Science*, 3, 349-392.
- Connor, F.P. (1933). Rhythmic sound produced by termites at work. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 36, 1018.
- Cunningham, H.A. (1989). Aiming error under transformed spatial mapping suggests a structure for visual-motor maps. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 15, 493-506.
- Danion, F. & Marin, L. (2005). *Neurosciences: contrôle et apprentissage moteur: Essentiel en sciences du sport*. Paris: Ellipses.
- Debaere, F., Swinnen, S.P., Beate, E., Sinaert, S., Van Hecke, P., & Duysens, J., (2001). Brain areas involved in interlimb coordination: A distributed network. *NeuroImage*, 14, 947-958.
- Debaere, F., Van Assche, D., Kiekens, C., Verschueren, S.M., & Swinnen, S.P. (2001). Coordination of upper and lower limb segments: deficits on the ipsilesional side after unilateral stroke. *Experimental Brain Research*, 141, 519-529.
- Debaere, F., Wenderoth, N., Sinaert, S., Van Hecke, P., & Swinnen, S.P. (2003). Internal vs external generation of movements: Differential neural pathways involved in bimanual coordination performed in the presence or absence of augmented visual feedback. *NeuroImage*, 19, 764-776.
- De Ruy, A., Salesse, R., Oullier, O. & Temprado, J.J. (2006). A neuro-mechanical model for interpersonal coordination. *Biological Cybernetics*, 94(6), 427-443.
- Dickinson, J. (1985). Some perspectives on motor learning theory. In D. Goodman, R.B. Wilberg & I.M. Franks. (Eds.), *Differing Perspective in Motor Learning, Memory, and Control* (pp. 209-237). Amsterdam: North Holland.
- Dietz, V. (2003). Spinal cord pattern generator for locomotion. *Clinical Neurophysiology*, 114, 1379-1389.
- Dounskaia, N. (2005). The internal model and the leading joint hypothesis: implications for control of multi-joint movements. *Experimental Brain Research*, 166, 1-16.
- Fink, P.W., Foo, P. & Jirsa, V. (2000). Local and global stabilization of coordination by sensory information. *Experimental Brain Research*, 134, 9-20.

- Fink, P.W., Kelso, J.A.S., Jirsa, V. & De Guzman, G. (2000). Recruitment of degrees of freedom stabilizes coordination. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 26, 671-692.
- Fitts, P.M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, 47, 381-391. (Reprinted in *Journal of Experimental Psychology: General*, 121, 262-269. 1992).
- Foulkes, A.J., & Miall, R.C (2000). Adaptation to visual feedback delays in a human manual tracking task. *Experimental Brain Research*, 131, 101-110.
- Frizot, M. (2001). *Etienne-Jules Marey chronophotographe*. Paris: Nathan, Delpire.
- Fuchs, A., & Jirsa, V.K. (2000). The HKB model revisited: How varying the degree of symmetry controls dynamics. *Human Movement Science*, 19, 425-449.
- Georgopoulos, A. P. (1995). Current issues in directional motor control. *Trends in Neuroscience*, 18, 506-510.
- Gould, L.L. & Heppner, F. (1974). The vee formation of Canada geese. *Auk*, 91, 494-506.
- Haken, H. (1977). *Synergetics: An Introduction. Nonequilibrium Phase Transitions and Self-Organization in Physics, Chemistry and Biology*. New York: Springer-Verlag.
- Haken, H. (1983). *Synergetics: An introduction* (3rd ed.). Berlin: Springer-Verlag.
- Haken, H., Kelso, J.A.S., & Bunz, H. (1985). A theoretical model of phase transition in human hand movements. *Biological Cybernetics*, 51, 347-356.
- Hamill, J., Haddad, J.M., & McDermott, W.J. (2000). Issues in quantifying variability from a dynamical systems perspective. *Journal of Applied Biomechanics*, 16, 407-418.
- Hoyt, D.F. & Taylor, C.R. (1981). Gait and energetics of locomotion in horses. *Nature*, 292, 239-240.
- Jeka, J.J., & Kelso, J.A.S. (1995). Manipulating symmetry in the coordination dynamics of human movement. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 360-374.
- Jeka, J.J., Kelso, J.A.S. & Kiemel, T. (1993). Spontaneous transitions and symmetry: Pattern dynamics in human four-limb coordination. *Human Movement Science*, 12, 627-651.
- Jirsa, V., & Kelso, J.A.S. (2004). *Coordination dynamics: Issues and Trends*. Berlin: Springer-Verlag.
- Johansson, G. (1973). Visual perception in biological motion and a model for its analysis. *Perception and Psychophysics*, 14, 201-211.
- Johansson, G. (1975). Visual motion perception. *Scientific American*, 232, 76-88.
- Kakei, S., Hoffman, D.S., & Strick, P.L. (1999). Muscle and movement representations in the primary motor cortex. *Science*, 285, 2136-2139.
- Kakei, S., Hoffman, D.S. & Strick, P.L. (2001). Direction of action is represented in the ventral premotor cortex. *Nature Neuroscience*, 4, 1020-1025.
- Kakei, S., Hoffman, D.S., & Strick, P.L. (2003). Sensorimotor transformations in cortical motor areas. *Neuroscience Research*, 46, 1-10.
- Keele, S.W. (1968). Movement control in skilled motor performance. *Psychological Bulletin*, 70, 387-403.

- Kelso, J.A.S. (1981). On the oscillatory basis of movement. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 18, 63.
- Kelso, J.A.S. (1984). Phase transitions and critical behavior in human bimanual coordination. *American Journal of Physiology: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 246, R1000-R1004.
- Kelso, J.A.S. (1994). The informational character of self-organized coordination dynamics. *Human Movement Science*, 13, 393-413.
- Kelso, J.A.S. (1995). *Dynamic patterns: The self-organization of brain and behavior*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Kelso, J.A.S., Buchanan, J.J., & Wallace, S.A. (1991). Order parameters for the neural organization of single, multijoint limb movement patterns. *Experimental Brain Research*, 85, 432-444.
- Kelso, J.A.S., DelColle, J.D., & Schöner, G. (1990). Action-perception as a pattern formation process. In: M. Jeannerod, Editor, *Attention and Performance XIII* (pp. 139-169), Hillsdale, NJ: LEA,.
- Kelso, J.A.S., Fink, P.W., DeLaplain, C.R., & Carson, R.G. (2001). Haptic information stabilizes and destabilizes coordination dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268, 1207-1213.
- Kelso, J.A.S., & Jeka, J.J. (1992). Symmetry-breaking dynamics of human multilimb coordination. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18, 645-668.
- Kelso, J.A.S., Putnam, C.A. & Goodman, D. (1983). On the space-time structure of human multilimb coordination. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 35A, 347-375.
- Kelso, J.A.S., Scholz, J.P., and Schöner, G. (1986). Non-equilibrium phase transitions in coordinated biological motion: Critical fluctuations. *Physical Letters A*, 134, 8-12.
- Kelso, J.A.S., Southard, D.L. & Goodman, D. (1979). On the coordination of two-handed movements. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 5, 229-238.
- Kelso, J.A.S., and Zanone, P.G. (2002). Coordination dynamics of learning and transfer across different effector systems. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 28, 776-797.
- Kostrubiec, V., & Zanone, P.G. (2002). Memory dynamics: Distance between the new task and existing behavioral patterns affects learning and interference in bimanual coordination. *Neuroscience Letters*, 331, 193-197.
- Kugler, P.N. (1986). A morphological perspective on the origin and evolution of movement patterns. In M.G. Wade & J. Requin (Eds.), *Motor Development in Children: Aspects of Coordination and Control* (pp. 459-525). The Hague: Nijhoff.
- Kugler, P.N., Kelso, J.A.S. & Turvey, M.T. (1980). On the concept of coordinative structures as dissipative structures: I. Theoretical lines of convergence. In G.E. Stelmach & R. Requin (Eds.), *Tutorials in Motor Behavior* (pp. 3-47). Amsterdam: North-Holland.
- Kugler, P.N., Kelso, J.A.S. & Turvey, M.T. (1982). On the control of coordination of naturally developing systems. In J.A.S. Kelso & J.E. Clark (Eds.), *The Development of Movement Control and Coordination* (pp. 5-78). New York: John Wiley.

- Kugler, P.N. & Turvey, M.T. (1987). *Information, Natural Law, and the Self-Assembly of Rhythmic Movement*. Hillsdale, N.J.: Erlbaum.
- Lee, T.D., Almeida, Q.J., & Chua, R. (2002). Spatial constraints in bimanual coordination: Influences of effector orientation. *Experimental Brain Research*, 146, 205-212.
- Lee, T.D., Blandin, Y., & Proteau, L. (1996). Effects of task instructions and oscillation frequency on bimanual coordination. *Psychological Research-Psychologische Forschung*, 59, 100-106.
- Lee, T.D., Swinnen, S.P. and Verschueren, S. (1995). Relative phase alterations during bimanual skill acquisition. *Journal of Motor Behavior*, 27, 263-274.
- Le petit Robert : dictionnaire universel des noms propres, alphabétique et analogique /dir. Paul Robert. – [Nouv. éd.]. – Paris : Dictionnaires Le Robert, 1991
- Li, Y., Levin, O., Carson, R.G. and Swinnen, S.P. (2004). Bimanual coordination: Constraints imposed by the relative timing of homologous muscle activation. *Experimental Brain Research*, 156, 27-38.
- Lissaman, P.B.S. & Shollenberger, C.A. (1970). Formation flight of birds. *Science*, 168, 1003-1005.
- Lloyd, J.E. (1971). Bioluminescent communication in insects. *Annual Review of Entomology*, 16, 97-122.
- Lloyd, J.E. (1979). Sexual selection in luminescent beetles. In M.S. Blum & N.A. Blum (Eds.). *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. (pp. 293-342). New York: Academic Press.
- Lloyd, J.E. (1981). Mimicry in the sexual signals of fireflies. *Scientific American*, 245, 100-117.
- Magill, R.A. (2004) *Motor learning and Control: Concepts and applications*. (7th ed.). New York: McGraw-Hill.
- Mardia, K.V. (1972). *Statistics of directional data*. London: Academic Press.
- May, R.M. (1979). Flight formations in geese and other birds. *Nature*, 282, 778-780.
- McClintock, M.K. (1971). Menstrual synchrony and suppression. *Nature*, 229, 244-245.
- Mechsner, F. (2004a). A perceptual-cognitive approach to bimanual coordination. In V.K. Jirsa & J.A.S. Kelso (eds.) *Coordination Dynamics: Issues and Trends* (pp. 177-195). Berlin: Springer Verlag.
- Mechsner, F. (2004b). A psychological approach to voluntary movements. *Journal of Motor Behavior*, 36, 355-370.
- Mechsner, F., Kerzel, D., Knoblich, G., & Prinz, W. (2001). Perceptual basis of bimanual coordination. *Nature*, 414, 69-73.
- Mechsner, F., & Knoblich, G. (2004). Do muscles matter in bimanual coordination? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 30, 490-503.
- Milliex, L., Calvin, S., & Temprado, J.J. (2005). Limiting the recruitment of degrees of freedom reduces the stability of perception-action patterns. *Human Movement Science*, 24, 218-233.

- Monno, A., Chardenon, A., Temprado, J.J., Zanone, P.G., & Laurent, M. (2000). Effects of attention on phase transitions between bimanual coordination patterns: A behavioral and cost analysis in humans. *Neuroscience Letters*, 283, 93-96.
- Mottet, D., & Bootsma, R.J. (1999). The dynamics of goal-directed rhythmical aiming. *Biological Cybernetics*, 80, 235-245.
- Neda, Z., Ravasz, E., Vicsek, T., Brechet, Y. & Barabasi, A.L. (2000). Physics of the rhythmic applause. *Physical Review*, 61, 6987-6992.
- Oullier, O., de Guzman, G.C., Jantzen, K.J., & Kelso, J.A.S. (2003). On context dependence of behavioral variability in inter-personal coordination. *International Journal of Computer Science in Sport*, 2, 126-128.
- Oullier, O., de Guzman, G.C., Jantzen, K.J., & Kelso, J.A.S. (2003). The role of spatial configuration and homologous muscle activation in coordination between two individuals. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 25, S104-S105.
- Oullier, O., Jantzen, K.J., Steinberg, F.L., & Kelso, J.A.S. (2005). Neural substrates of real and imagined sensorimotor coordination. *Cerebral Cortex*, 15, 975-995.
- Paillard, J. (1985). Les niveaux sensori-moteurs et cognitifs du contrôle de l'action. In M. Laurent et P. Therme (Eds.), *Recherches en APS I* (p. 147.163). Marseille: Editions UEREPS, Université d'Aix-Marseille II.
- Park, H., Collins, D.R., & Turvey, M.T. (2001). Dissociation of muscular and spatial constraints on patterns of interlimb coordination. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 27, 32-47.
- Partridge, B.L. (1982). The structure and function of fish schools. *Scientific American*, 246, 114-123.
- Paz, R., & Vaadia, E. (2004). Learning-induced improvement in encoding and decoding of specific movement directions by neurons in the primary motor cortex. *PLoS Biology*, 2, 264-274.
- Peper, C.E., & Beek, P.J. (1999). Modeling rhythmic interlimb coordination: The roles of movement amplitude and time delays. *Human Movement Science*, 18, 263-280.
- Peper, C.E., Ridderikhoff, A., Daffertshofer, A., & Beek, P.J. (2004). Explanatory limitations of the HKB model: Incentives for a two-tiered model of rhythmic interlimb coordination. *Human Movement Science*, 23, 673-697.
- Pikovsky, A., Rosenblum, M., & Kurths, J. (2001). *Synchronization. A universal concept in nonlinear sciences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ridderikhoff, A., Daffertshofer, A., Peper, C.E. & Beek, P.J. (2005). Mirrored EMG activity during unimanual rhythmic movements. *Neuroscience Letters*, 381, 228-233.
- Ridderikhoff, A., Peper, C.L. & Beek, P.J. (2006). Bilateral phase entrainment by movement-elicited afference contributes equally to the stability of in-phase and antiphase coordination. *Neuroscience Letters*, 399, 71-75.
- Riek, S., Carson, R.G. & Bybow, W.D. (1992). Spatial and muscular dependencies in bimanual coordination. *Journal of Human Movement Studies*, 23, 251-265.
- Riek, S. & Woolley, D. (2005). Hierarchical organisation of neuro-anatomical constraints in interlimb coordination. *Human Movement Science*, 24, 798-814.

- Salesse, R., Oullier, O. & Temprado, J.J. (2005). Planes of motion mediate the coalition of constraints in rhythmic bimanual coordination. *Journal of Motor Behavior*, 37(6), 454-464.
- Salesse, R., & Temprado, J.J. (2005). The effect of visuo-motor transformations on hand-foot coordination: Evidence in favor of the incongruency hypothesis. *Acta Psychologica*, 119, 143-157.
- Salesse, R., Temprado, J.J., & Swinnen, S.P. (2005). Interaction of neuromuscular, spatial and visual constraints on hand-foot coordination dynamics. *Human Movement Science*, 24, 66-80.
- Sallagoity, I., Athènes, S., Zanone, P.G. & Albaret, J.M. (2004). Stability of coordination patterns in handwriting: Effects of speed and hand. *Motor Control*, 8, 405-421.
- Salter, J.E., Wishart, L.R., Lee, T.D., & Simon, D. (2004). Perceptual and motor contributions to bimanual coordination. *Neuroscience Letters*, 363, 102-107.
- Schmidt, R.A. (1975). A schema theory of discrete motor skill learning. *Psychological Review*, 82, 225-260.
- Schmidt, R. C., Carello, C., & Turvey, M. T. (1990). Phase transitions and critical fluctuations in the visual coordination of rhythmic movements between people. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 16, 227-247.
- Schmidt, R.A., & Lee, T. (1998). *Motor control and Learning: A behavioral emphasis* (2nd ed.). Champaign, IL: Human Kinetics.
- Schmidt, R.A., & Lee, T. (2005). *Motor control and Learning: A behavioral emphasis* (4th ed.). Champaign, IL: Human Kinetics.
- Schmidt, R.C., Shaw, B.K. & Turvey, M.T. (1993). Coupling dynamics in interlimb coordination. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 19, 397-415.
- Schmidt, R.C., & Turvey, M.T. (1994). Phase-entrainment dynamics of visually coupled rhythmic movements. *Biological Cybernetics*, 70, 369-376.
- Schmidt, R.C. & Turvey, M.T. (1995). Models of interlimb coordination-equilibria, local analyses, and spectral patterning - comment on fuchs and kelso (1994). *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 432-443.
- Scholz, J.P. & Kelso, J.A.S. (1989). A quantitative approach to understanding the formation and change of coordinated movement patterns. *Journal of Motor Behavior*, 21, 122-144.
- Scholz, J.P. & Kelso, J.A.S. (1990). Intentional switching between patterns of bimanual coordination depends on the intrinsic dynamics of the patterns. *Journal of Motor Behavior*, 22, 98-124.
- Schöner, G. (1989). Learning and recall in a dynamic theory of coordination patterns. *Biological Cybernetics*, 62, 39-54.
- Schöner, G., Haken, H. & Kelso, J.A.S. (1986). A stochastic theory of phase transitions in human hand movement. *Biological Cybernetics*, 53, 442-452.
- Schöner, G., Jiang, W.Y. & Kelso, J.A.S. (1990). A synergetic theory of quadrupedal gaits and gait transitions. *Journal of Theoretical Biology*, 135, 501-524.

- Schöner, G., and Kelso, J.A.S. (1988). Dynamic pattern generation in behavioral and neural systems. *Science*, 239, 1513-1520.
- Serrien, D.J., Bogaerts, H., Suy, E., & Swinnen, S.P. (1999). The identification of coordination constraints across planes of motion. *Experimental Brain Research*, 128, 250-255.
- Steinberg, O., Donchin, O., Gribova, A., de Oliveira, S.C., Bergman, H., & Vaadia, E. (2002). Neuronal populations in primary motor cortex encode bimanual arm movements. *European Journal of Neuroscience*, 15, 1371-1380.
- Sternad, D., Amazeen, E.L. & Turvey, M.T. (1996). Diffusive, synaptic, and synergetic coupling: An evaluation through in-phase and antiphase rhythmic movements. *Journal of Motor Behavior*, 28, 255-269.
- Swinnen, S.P. (2002). Intermanual coordination: from behavioural principles to neural-network interactions. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 350-361.
- Swinnen, S.P., Jardin, K., Meulenbroek, R., Dounskaia, N. and Hofkens-Van den Brandt, M. (1997). Egocentric and allocentric constraints in the expression of patterns of interlimb coordination. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 343-377.
- Swinnen, S.P., Jardin, K., Verschueren, S., Meulenbroek, R., Franz, L., Dounskaia, N., & Walter, C.B. (1998). Exploring interlimb constraints during bimanual graphic performance: Effects of muscle grouping and direction. *Behavioural Brain Research*, 90, 79-87.
- Swinnen, S.P., Puttemans, V., Vangheluwe, S., Wenderoth, N., Levin, O., & Dounskaia, N. (2003). Directional interference during bimanual coordination: is interlimb coupling mediated by afferent or efferent processes. *Behavioural Brain Research*, 139, 177-195.
- Swinnen, S.P., & Wenderoth, N. (2004). Two hands, one brain: Cognitive neuroscience of bimanual skill. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 18-25.
- Temprado, J.J., & Laurent, M. (2004). Attentional load associated with performing and stabilizing between-persons coordination in rhythmic limb movements. *Acta Psychologica*, 115, 1-16.
- Temprado, J.J., Milliex, L., Grelot, L., Coyle, T., Calvin, S. & Laurent, M. (2002). A dynamic pattern analysis of coordination between breathing and rhythmic arm movements in human. *Neuroscience Letters*, 236, 314-318.
- Temprado, J.J. & Montagne, G. (2001). *Les coordinations perceptivo-motrices*. Paris: Armand Colin.
- Temprado, J.J., & Salesse, R. (2004). Interlimb coordination: Real constraints and false dichotomies. *Journal of Motor Behavior*, 36, 398-400.
- Temprado, J.J., & Swinnen, S.P. (2005). Dynamics of learning and transfer of muscular and spatial relative phase in bimanual coordination: Evidence for abstract directional codes. *Experimental Brain Research*, 160, 180-188.
- Temprado, J.J., Swinnen, S.P., Carson, R.G., Tourment, A., & Laurent, M. (2003). Interaction of directional, neuromuscular and egocentric constraints on the stability of preferred bimanual coordination patterns. *Human Movement Science*, 22, 339-363.
- Temprado, J.J., Swinnen, S.P., Coutton-Jean, C., & Salesse, R. (sous presse). Symmetry constraints mediate the learning and transfer of bimanual coordination patterns across planes of motion. *Journal of Motor Behavior*.

- Temprado, J.J., Zanone, P.G., Monno, A., & Laurent, M. (1999). Attentional load associated with performing and stabilizing preferred bimanual patterns. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25, 1579-1594.
- Treffner, P.J. & Turvey, M.T. (1995). Handedness and the asymmetric dynamics of bimanual rhythmic coordination. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 21, 318-333.
- Treffner, P.J. & Turvey, M.T. (1996). Symmetry, broken symmetry, and handedness in bimanual coordination dynamics. *Experimental Brain Research*, 107, 463-478.
- Turvey, M.T., Rosenblum, L.D., Schmidt, R.C. & Kugler, P.N. (1986). Fluctuations and phase symmetry in coordinated rhythmic movements. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 12, 564-583.
- Turvey, M.T., Schmidt, R.C., Rosemblum, L. & Kugler, P.N. (1988). On the time allometry of co-ordinated rhythmic movements. *Journal os Theoretical Biology*, 130, 285-325.
- Von Holst, E. (1937/1973). *The behavioral physiology of animal and man*. Coral Gables, FL: University of Miami Press (original work published in 1939).
- Wagemans, J. (1995). Detection of visual symmetry. *Spatial Vision*, 9, 33-55.
- Wagemans, J. (1997). Symmetry detection. *Trends in Cognitive Science*, 1, 346-352.
- Walker, T.J. (1969). Acoustic synchrony: Two mechanisms in the snowy tree cricket. *Science*, 166, 891-894.
- Weigelt, C., & Cardoso de Oliveira, S. (2003). Visuomotor transformations affect bimanual coupling. *Experimental Brain Research*, 148, 439-450.
- Welford, A.T. (1968). *Fundamentals of skill*. London: Methuen.
- Wilson, A.D., Bingham, G.P., & Craig, J.C. (2003). Proprioceptive perception of phase variability. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 29, 1179-1190.
- Wimmers, R., Beek, P.J., & van Wieringen, P.C.W. (1992). Phase transitions in rhythmic tracking movements: a case of unilateral coupling. *Human Movement Science*, 11, 217-226.
- Winer, B.J., Brown, D.R., & Michels, K.M. (1991). *Statistical Principles in Experimental Design*. 3rd ed. New York: McGraw Hill.
- Zaal, F.T.J.M., Bingham, G.P., & Schmidt, R.C. (2000). Visual perception of mean relative phase and phase variability. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 26, 1209-1220.
- Zanone, P.G., & Kelso, J.A.S. (1992). Evolution of behavioral attractors with learning: non-equilibrium phase transitions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18, 403-421.
- Zanone, P.G., & Kelso, J.A.S. (1997). Coordination dynamics of learning and transfer: Collective and component levels. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 23, 1454-1480.
- Zanone, P.G., Monno, A., Temprado, J.J. & Laurent, M. (2001). Shared dynamics of attentional cost and pattern stability. *Human Movement Science*, 20, 765-789.

TABLE DES ILLUSTRATIONS

1. Figures

- Figure 1 : Chronophotographie d'E.J. Marey chez l'animal (en haut à gauche) et chez l'homme (en bas à gauche). Parallèle entre la tenue utilisée par E.J. Marey et celle utilisée actuellement avec un système d'analyse du mouvement humain en temps réel illustrant l'avant-garde des travaux de Marey en ce qui concerne l'observation du mouvement humain (en haut à droite). Parallèle entre la trace cinématique obtenue par Marey (en bas à gauche) et celle obtenue à l'aide du système Vicon (en bas à droite). 12
- Figure 2 : Schéma Intention-Commande-Mouvement ou de « Contrôle en boucle fermée ». Dans ce cas, le retour sensoriel produit par la réalisation du mouvement sert à élaborer la nouvelle commande motrice. (*Adapté d'après Danion et Marin, 2005, p. 123*) 13
- Figure 3 : Illustration des différentes formes collectives observées lors des expériences sur les convections de Bénard. 15
- Figure 4 : Exemples de systèmes complexes auto-organisés extraits du monde animal. A gauche, les mouvements de fuite d'un banc de poissons en fonction de l'angle d'approche du prédateur : si le prédateur attaque de côté, le banc de poissons réalise spontanément une explosion expansive alors que si le prédateur attaque de derrière, le banc de poissons effectue une convection analogue à celle observée par Bénard (1900). A droite, deux exemples de vol en chevron des oiseaux migrateurs (Camazine, Deneubourg, Franks, Sneyd, Theraulaz et Bonabeau, 2003). 16
- Figure 5 : Cette figure illustre la croissance exponentielle des publications utilisant le cadre de l'approche des théories émergentistes, tous champs disciplinaires confondus (nombre d'occurrences du mot « self-organisation » ; *Source : Science Direct Database*). 18
- Figure 6 : Consommation d'oxygène dans les trois allures chez le cheval (pas, trot et galop). L'histogramme représente les vitesses spontanément adoptées par le cheval pour chaque allure. (*D'après Hoyt et Taylor, 1981, dans Schmidt et Lee, 2005*) 19
- Figure 7 : Illustration des relations de phase entre les nageoires du poisson (Labrus) dans les expériences de von Holst (1937, 1973). La coordination absolue est observée lorsque les deux nageoires bougent à la même fréquence et maintiennent une relation de phase stable. La coordination relative est observée lorsque chaque nageoire bouge à sa propre fréquence mais qu'il subsiste cependant une influence mutuelle et une attraction entre les deux. Enfin, l'absence de coordination est observée lorsque chaque nageoire bouge à sa propre fréquence. 25
- Figure 8 : Illustration du dispositif expérimental de coordination bimanuelle discrète et des principaux résultats obtenus par Kelso, Southard et Goodman (1979, exp. 2). Temps de réaction A) unimanuel du bras droit sur grande cible, B) unimanuel du bras gauche sur petite cible, C) bimanuel attendu, D) bimanuel observé. (*Adapté de Kelso, Southard et Goodman, 1979, dans Magill, 2004, p. 85*) 26
- Figure 9 : Illustration du dispositif classique de coordination de pendules manuels (voir commentaires dans le texte, adapté de Kugler et Turvey, 1987 dans Temprado et Montagne, 2001). 27
- Figure 10 : (A) Calcul de la phase relative discrète par la méthode de l'estimation par point (Zanone et Kelso, 1997). (B) Calcul de la phase relative continue par les trajectoires du plan de phase. (C) Les séries temporelles de la position des deux index montrent la transition du patron en antiphase vers le patron en phase lorsque la fréquence d'oscillation des membres est augmentée. (D) Représentation de la phase relative discrète correspondante dont les valeurs fluctuent autour du patron en antiphase puis du patron en phase. (E) Représentation de la phase relative continue qui est une mesure plus fine des relations spatiotemporelles entre les membres et calculée à partir de la différence des trajectoires du plan de phase (x, \dot{x}) de chaque index. 28
- Figure 11 : Illustration des deux patrons préférentiels (en phase et en antiphase) mis en évidence lors de la coordination simultanée des doigts (d'après Kelso, 1995). 29
- Figure 12 : Représentation de la fonction potentiel $V(\Phi)$ pour différentes valeurs du ratio b/a. Les pentes de la fonction rendent compte de la stabilité de la coordination. Une pente nulle est observée pour les patrons stables représentés ici par une vallée, ou pour les patrons les moins stables représentés ici par une crête. 31
- Figure 13 : Représentation des effets conjoints dus à l'augmentation du paramètre de contrôle b/a (exprimé ici en Hz) et du paramètre stochastique ou bruit (représenté ici par les flèches). Lorsque la fréquence d'oscillation des membres augmente, les états initialement stables perdent peu à peu de leur stabilité. La présence du bruit peut conduire ainsi à une transition du patron en antiphase (π) vers le patron en phase (représenté ici par une boule grise au lieu d'une boule noire dans la figure C). (*d'après Peper et Beek, 1999*). 32
- Figure 14 : Influence de la différence de fréquence propre entre les oscillateurs (δ) sur la dynamique des coordinations. En basculant le potentiel, δ déplace la localisation des minima (d'après Peper, Ridderikhoff, Daffertshofer et Beek, 2004). 33

Figure 15 : Exemples de coordinations utilisées pour étudier la dynamique des coordination inter-segmentaires (sources : A) Kelso et Jeka, 1992, B) Baldissera, Cavallari et Civaschi, 1982, E) Kelso, 1984, F) Bardy, Marin, Stoffregen et Bootsma, 1999), intra-segmentaires (source : D) Buchanan et Kelso, 1993) et interpersonnelles (source : C) Schmidt, Carello et Turvey, 1990).	34
Figure 16 : Patrons de coordination en phase et en antiphase dans les tâches d'oscillations rythmiques des index (d'après Swinnen, 2002).	37
Figure 17 : Schéma du dispositif expérimental utilisé par Carson et al., 2000.	40
Figure 18 : Patrons de coordination isodirectionnel et non-isodirectionnel dans les tâches de coordination ipsilatérale entre le poignet et la cheville (d'après Swinnen, 2002).	42
Figure 19 : Dispositifs expérimentaux et cinématiques des coordinations entre les quatre membres ou entre le coude et le poignet (d'après Jeka, Kelso et Kiemel, 1993 ; Kelso, 1995)	44
Figure 20 : les mouvements des doigts étaient produits par (a) l'activation simultanée des muscles homologues ou (b) l'activation simultanée des muscles non-homologues. Chacun de ces deux patrons était réalisé avec les avant-bras (c, d) en position similaire ou (e, f) en position dissimilaire (d'après Mechsner et al., 2001).	47
Figure 21: Représentation des hypothèses de Park, Collins et Turvey, 2001 sur une fonction potentiel avec A) Changement de la localisation du patron de coordination sans changement de sa force (effet attendu de la direction du mouvement), B) Changement de la force du patron de coordination sans changement de sa localisation (effet attendu de l'activation neuromusculaire).	50
Figure 22 : Vue de Face (A) et de dessus (B) du dispositif expérimental utilisé par Park, Collins et Turvey (2001)	50
Figure 23: cas numéro 1	56
Figure 24 : Cas numéro 2	57
Figure 25 : Cas numéro 3	57
Figure 26 : Cas numéro 4	58
Figure 27 : Cas numéro 5	58
Figure 28 : Cas numéro 6	59
Figure 29 : Cas numéro 7	59
Figure 30 : Cas numéro 8	60
Figure 31 : Dispositifs expérimentaux utilisés (A) pour les coordinations bimanuelles, (B) les coordinations entre le poignet et la cheville et (C) les coordinations de pendules manuels.	62
Figure 32 : Illustration des différents plans de mouvement	63
Figure 33 : Représentation du dispositif utilisé pour l'étude des coordinations bimanuelles à gauche et vue détaillée de la posture du bras, de l'avant-bras et de la main à droite	64
Figure 34 : Dispositif expérimental utilisé pour l'étude des coordinations entre le poignet et la cheville	65
Figure 35 : Croisement des contraintes neuromusculaires (homologue / non-homologue) et directionnelles (isodirectionnel / non-isodirectionnel) en fonction de la posture des avant-bras (similaire / dissimilaire) dans le paradigme de coordination entre le poignet et la cheville.	65
Figure 36 : Dispositif expérimental utilisé pour les coordinations de pendules manuels	67
Figure 37 : Détail de la position de la main droite par rapport au pendule	67
Figure 38 : Illustration des différentes postures des avant-bras (similaire / dissimilaire) utilisées dans le paradigme des coordinations de pendules ainsi que des patrons neuromusculaires (homologue / non-homologue) et directionnels (isodirectionnel / non-isodirectionnel) associés. Un mouvement isodirectionnel était caractérisé par un déplacement simultané des deux pendules d'avant en arrière alors qu'un déplacement non-isodirectionnel était caractérisé par un déplacement d'un pendule vers l'avant pendant que l'autre se déplaçait vers l'arrière et inversement.	68
Figure 39 : Méthode de détermination de l'occurrence d'une transition de phase. Représentation illustrée de la méthode utilisée pour déterminer le début de la transition lors d'un essai représentatif (ici, le patron requis était non isodirectionnel et produit par la coactivation de groupes musculaires non homologues en condition de non vision à la fréquence d'oscillation de 2,5 Hz). La période suivant la période pré transition est représentée en fond gris. Les analyses n'étaient réalisées que sur les périodes pré transition. La ligne pleine représente la phase relative issue de l'estimation par points et la ligne en pointillés représente l'évolution de la moyenne de la phase relative lors de trois cycles consécutifs. Le début de la transition correspond au moment où la moyenne mobile des trois cycles sort du critère $\pm 45^\circ$ représenté par les deux traits horizontaux (respectivement 135° et 225°).	77
Figure 40 : Représentation du dispositif expérimental utilisé dans cette expérience.	82
Figure 41 : Illustration des huit patrons de coordination testés dans cette expérience et résultant du croisement entre la direction du mouvement (isodirectionnel ou non-isodirectionnel), du couplage neuromusculaire (homologue ou non-homologue) et de la posture des avant-bras (pronation/pronation supination/supination ou pronation/supination supination/pronation)	83

Figure 42 : Score d'erreur de la fréquence effective pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la position des avant-bras (PS : pronation / supination ou SP : supination / pronation) en posture dissimilaire.	85
Figure 43 : Temps avant transition pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la fréquence d'oscillation des membres en abscisse basse pour chacune des positions des avant bras (SP : supination/ pronation et PS : pronation / supination).	87
Figure 44 : Variabilité de la phase relative pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la fréquence d'oscillation des membres en abscisse basse pour chacune des positions des avant bras (SP : supination/ pronation et PS : pronation / supination).	88
Figure 45 : Pourcentage de transitions de phase moyenné sur l'ensemble des conditions pour chaque fréquence	94
Figure 46 : Variabilité de la phase relative des patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels en fonction du couplage neuromusculaire FP (flexion plantaire) ou FD (flexion dorsale).	95
Figure 47 : Erreur absolue de la phase relative en condition de vision pour les patrons isodirectionnels et non-isodirectionnels en fonction du couplage neuromusculaire FP (flexion plantaire) ou FD (flexion dorsale)	96
Figure 48 : Représentation du dispositif utilisé pour l'étude des coordinations bimanuelles à gauche et vue détaillée de la posture du bras, de l'avant-bras et de la main à droite	101
Figure 49 : Pourcentage moyen de transitions de phase réalisé pour chacune des cinq fréquences d'oscillation à la fois pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel.	105
Figure 50 : Valeurs moyennes du temps avant transition calculées pour chaque fréquence d'oscillation et pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel.	106
Figure 51 : La déviation standard moyenne de la phase relative calculée pour les mouvements isodirectionnels et non-isodirectionnels impliquant l'activation des groupes musculaires homologues ou non-homologues.	107
Figure 52 : Erreur absolue moyenne de la phase relative calculée pour chaque fréquence de mouvement à la fois pour les patrons de coordination isodirectionnel et non-isodirectionnel.	108
Figure 53 : Pourcentage de transitions de phase pour les patrons musculaires homologue et non-homologue dans le plan de mouvement transversal en fonction de la fréquence imposée par le métronome.	120
Figure 54 : Temps avant transition pour les patrons musculaires homologue et non-homologue dans le plan de mouvement transversal en fonction de la fréquence imposée par le métronome.	121
Figure 55 : Erreur absolue de la phase relative pour les patrons musculaires homologue et non-homologue dans le plan de mouvement transversal en fonction de la fréquence imposée par le métronome.	122
Figure 56 : Pourcentage de transitions de phase pour les patrons musculaires homologue et non-homologue dans chacune des directions (isodirectionnelle et non-isodirectionnelle) en fonction de la fréquence imposée par le métronome dans le plan de mouvement sagittal.	123
Figure 57 : Variabilité de la phase relative pour les mouvements isodirectionnels et non-isodirectionnels en fonction du couplage neuromusculaire (homologue ou non-homologue) dans le plan de mouvement sagittal.	125
Figure 58 : Variabilité de la phase relative pour les mouvements isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la fréquence dans le plan de mouvement sagittal.	125
Figure 59 : Pourcentage de transitions de phase pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route similaire.	128
Figure 60 : Pourcentage de transitions de phase pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route dissimilaire.	129
Figure 61 : Temps avant transition pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route similaire.	131
Figure 62 : Temps avant transition pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus), en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et	

de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route dissimilaire.	133
Figure 63 : Variabilité de la phase relative pour les deux couplages musculaires (homologue et non-homologue) en fonction de la fréquence du mouvement (1 Hz, 2Hz et 3 Hz).	134
Figure 64 : Variabilité de la phase relative pour les deux couplages musculaires (homologue et non-homologue) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) pour la route similaire.	135
Figure 65 : Variabilité de la phase relative pour les deux couplages musculaires (homologue et non-homologue) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) pour la route dissimilaire.	136
Figure 66 : Erreur absolue de la phase relative pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route similaire.	137
Figure 67 : Erreur absolue de la phase relative pour les patrons d'activation musculaire homologue (ronds et traits pleins) et non-homologue (carrés et traits discontinus) en fonction des plans de mouvement (Tr : Transversal ; Tr int. : Transversal intermédiaire ; Sag int. : Sagittal intermédiaire ; Sag : Sagittal) et de la fréquence imposée par le métronome (A : 1 Hz ; B : 2 Hz et C : 3 Hz) pour la route dissimilaire.	139
Figure 68 : Représentations des fonctions potentiel de la phase relative Φ en fonction de l'augmentation de fréquence ($k=b/a$ avec la fréquence la plus basse en haut du graphique $k=0,75$ et la fréquence la plus haute en bas du graphique $k=0$) et pour différentes valeurs incluant les deux extrêmes du paramètre de rupture de symétrie σ (avec $\sigma=0$ à gauche et $\sigma=1$ à droite). Les barres verticales en pointillés matérialisent les valeurs de $\Phi = \pm\pi$ (c'est-à-dire les valeurs de 180° de phase relative).	141
Figure 69 : Postures des avant bras de manière similaire (neutre/neutre ou pronation/pronation) et dissimilaire (neutre/pronation ou pronation/neutre)	152
Figure 70 : Erreur absolue de la phase relative pour les patrons homologue et non-homologue en fonction de la posture des avant-bras (similaire ou dissimilaire)	155
Figure 71 : Erreur absolue de la phase relative pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la posture des avant-bras (similaire ou dissimilaire)	156
Figure 72 : Patrons de coordination visuo-moteurs corrects (à gauche) ou transformés (à droite) utilisés par Bogaerts et al. (2003, expérience 1).	167
Figure 73 : Nombre de transitions de phase observées pour le patron non-isodirectionnel dans les deux conditions de vision (avec et sans), en fonction du patron d'activation musculaire (FP-FD).	172
Figure 74 : Variabilité (SD) de la phase relative pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel moyennée entre les différentes fréquences, en fonction des patrons d'activation musculaire (FP et FD) et de la vision (avec ou sans). (A) Avec Vision ; (B) Sans Vision ; (C) Patron FD ; (D) patron FP.	174
Figure 75 : Erreur absolue de la phase relative, moyennée pour les fréquences à 2 Hz et 2,5 Hz, en fonction du couplage neuromusculaire (FP-FD) et de la vision (avec ou sans). (A) Avec Vision ; (B) Sans Vision ; (C) Patron FD ; (D) patron FP.	176
Figure 76 : Représentation du dispositif expérimental utilisé dans la tâche de coordination entre le poignet et la cheville au cours de laquelle les informations visuelles étaient manipulées.	183
Figure 77 : Pourcentage de transitions de phase observé pour les patrons isodirectionnel et non-isodirectionnel en fonction de la fréquence d'oscillation.	186
Figure 78 : Pourcentage de transitions de phase observé pour les patrons réalisés de manière isodirectionnelle et non-isodirectionnelle en fonction de la condition de vision (isodirectionnelle ou non-isodirectionnelle)	187
Figure 79 : Variabilité circulaire de la phase relative observée pour les patrons de coordination isodirectionnels et non-isodirectionnels en fonction de la fréquence d'oscillation (1,25 Hz à 1,75 Hz).	188
Figure 80 : Variabilité circulaire de la phase relative observée pour les patrons réalisés de manière isodirectionnelle et non-isodirectionnelle en fonction des deux conditions de vision (isodirectionnelle et non-isodirectionnelle)	189

2. Tableaux

Tableau 1 : Illustration du croisement des contraintes neuromusculaires (homologue / non-homologue), directionnelles (isodirectionnel / non-isodirectionnel) et posturales (posture similaire / dissimilaire) dans les coordinations entre le poignet et la cheville ou dans les coordinations bimanuelles.	54
Tableau 2: Moyenne des Facteurs	55
Tableau 3: Résumé des facteurs A, B et C.	55
Tableau 4 : Illustration des patrons d'activation neuromusculaires et directionnels et leur position correspondante.	64
Tableau 5 : Détail des postures correspondant à la route similaire	114
Tableau 6 : Détail des postures correspondant à la route dissimilaire	114
Tableau 7 : Tableau résumant les différentes conditions expérimentales testées en fonction du type de couplage neuromusculaire et de la posture des avant-bras. Ce tableau détaille l'ensemble des caractéristiques neuromusculaires, posturales, de la position, du degré de symétrie du mouvement par rapport au plan sagittal médian du corps, de la direction relative des membres dans l'espace d'un point de vue extérieur au sujet et du plan de mouvement. L'activation musculaire est soit homologue (H) soit non-homologue (NH). La posture des avant-bras est soit similaire (S) soit dissimilaire (D). La position des avant-bras est soit neutre/neutre (N/N), soit pronation de 30°, 60° ou 90° pour chaque bras (respectivement P/P 30°, P/P 60° et P/P 90°), soit pronation de 30°, 60° ou 90° du bras droit et supination de 30°, 60° ou 90° du bras gauche (respectivement P/S 30°, P/S 60° et P/S 90°). Le schéma représente la posture associée au plan de mouvement et sera rappelé dans les résultats. La colonne mouvement représente le sens du mouvement pour chaque condition, les mouvements simultanés sont représentés d'une même couleur (noir ou blanc). La symétrie est soit symétrique (S) soit dissymétrique (D). La direction relative des mouvements est soit isodirectionnelle (I), soit non-isodirectionnelle (NI) soit intermédiaire (inter). Enfin, le plan de mouvement est soit transversal, soit sagittal, soit intermédiaire à dominance transversale ou sagittale.	116
Tableau 8 : Patrons de coordination réalisés et perçus en condition de feedback congruent à gauche et de feedback incongruent à droite.	184

**LA DYNAMIQUE DES COORDINATIONS MOTRICES,
RESULTAT D'UNE COALITION DES CONTRAINTES NEUROMUSCULAIRES ET SPATIALES**

Ce travail de thèse présente les résultats de cinq expériences qui ont porté sur l'étude des contraintes neuromusculaires, spatiales, visuelles et du plan de mouvement sur la dynamique des coordinations motrices inter-segmentaires (bimanuelles, poignet-cheville, pendules). Plus particulièrement il s'intéresse aux conditions dans lesquelles ces contraintes influencent la production des patrons de coordination. Plus spécifiquement, nous avons étudié (1) la nature de l'interaction entre les contraintes neuromusculaires et directionnelles en fonction du plan de mouvement dans lequel les tâches sont réalisées et (2) le support perceptif de la contrainte directionnelle.

Nous avons analysé la stabilité (nombre de transitions de phase, temps avant transition, variabilité de la phase relative) et la précision (erreur absolue de la phase relative) des coordinations.

La manipulation systématique et différenciée des contraintes neuromusculaires et directionnelles a montré qu'indépendamment du type de coordination réalisé, la contrainte directionnelle jouait un rôle dominant sur la dynamique des coordinations inter-segmentaires. En effet, quel que soit le plan de mouvement, les mouvements symétriques par rapport au plan sagittal médian du corps sont toujours les plus stables et les plus précis. Toutefois, la contrainte neuromusculaire joue également un rôle dans cette dynamique mais de moindre importance. La manipulation de la perception visuelle du déplacement des membres a montré que le principe d'isodirectionnalité perceptive dépendait des conditions dans lesquelles les tâches sont réalisées (plan de mouvement et couplages neuromusculaires).

L'ensemble de ce travail de thèse suggère que la dynamique des coordinations motrices résulte de l'assemblage complexe en coopération ou en compétition des contraintes relatives au degré de symétrie des coordinations, aux couplages musculaires impliqués dans le mouvement et aux plans de mouvement dans lequel les tâches sont réalisées.

Mots clés : Principe d'Isodirectionnalité, Principe d'Homologie Musculaire, Plan de mouvement, Symétrie

Discipline : SCIENCES DU MOUVEMENT HUMAIN

Laboratoire : UMR 6152 « Mouvement et Perception »
Université de la Méditerranée et CNRS
Faculté des Sciences du Sport
163 Avenue de Luminy, CP 910
13288 MARSEILLE Cedex 9

**INTERLIMB COORDINATION DYNAMICS,
RESULT OF A COALITION OF NEUROMUSCULAR AND SPATIAL CONSTRAINTS**

This Thesis presents the results of five experiments carried out to investigate the role of neuromuscular constraints, spatial constraints, visual feedback and plane of motion, on interlimb coordination dynamics (bimanual, hand-foot, handheld pendulum). In particular, we investigated the conditions under which these constraints influence pattern stability and changes. Specifically, we assessed (1) the nature of the interaction between neuromuscular and directional constraints as a function of the plane of motion of the task are performed and (2) the role of visual perception as a support of the directional constraint.

Pattern stability (phase transitions, time to transition, and relative phase variability) and accuracy of performance (absolute error of the relative phase) were analyzed.

Results show that whatever the experimental task context, directional constraints play a dominant role in interlimb coordination dynamics. Indeed, symmetrical movements with respect to the sagittal plane of the body exhibit the most stable and accurate patterns of coordination, irrespective of the plane of motion in which the tasks are performed. However, neuromuscular constraints also play a secondary role. Manipulation of the visual information about the relative direction of movement shows that a “perceptual isodirectional principle” is at work during the production of interlimb coordination. However, the influence of this principle depends on the conditions in which the tasks are performed (plane of motion, neuromuscular coupling).

To sum up, the present work suggests that interlimb coordination dynamics is a result of complex interaction, in cooperation or in competition, between constraints of various origins.

Key Words: Isodirectionality Principle, Muscular Homology Principle, Plane of Motion, Symmetry

Branch: HUMAN MOVEMENT SCIENCES

Laboratory:	UMR 6152 « Mouvement et Perception » Université de la Méditerranée et CNRS Faculté des Sciences du Sport 163 Avenue de Luminy, CP 910 13288 MARSEILLE Cedex 9
-------------	---